

SÉRIE A, N° 4108
N° D'ORDRE : 4959

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Henri VERRON

Première thèse. — RÔLE DES STIMULI CHIMIQUES DANS L'ATTRACTION
SOCIALE CHEZ « CALOTERMES FLAVICOLLIS » (FABR.).

Deuxième thèse. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues, le 25 juin 1963, devant la Commission d'examen.

M. GRASSÉ	<i>Président.</i>
M ^{me} FESSARD.....	} <i>Examineurs.</i>
M. BERGERARD.....	

PARIS

MASSON & C^{ie}, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, 120

1963

SÉRIE A, N° 4108

N° D'ORDRE : 4959

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Henri VERRON

Première thèse. — RÔLE DES STIMULI CHIMIQUES DANS L'ATTRACTION
SOCIALE CHEZ « CALOTERMES FLAVICOLLIS » (FABR.).

Deuxième thèse. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues, le 25 juin 1963, devant la Commission d'examen.

M. GRASSÉ	<i>Président.</i>
M ^{me} . FESSARD.....	} <i>Examineurs.</i>
M. BERGERARD.....	

PARIS

MASSON & C^{ie}, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, 120

1963

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

Doyen M. ZAMANSKY.

PROFESSEURS

G. JULIA	T Analyse supérieure et Algèbre supérieure.	GUINIER	T Phys. des solides (Orsay).
PRENANT	T Anat. et Histol. comp.	JOST	T Physiologie comparée.
GRASSÉ	T Evol. des êtres organisés.	FORTET	T Calcul des probabilités et physique mathémat.
PRYOST	T Chimie organique.	SCHWARTZ	T Calc. diff. et intégr.
WYART	T Minéralogie et cristall.	CHOUARD	T Physiologie végétale.
TEISSIER	T Zoologie.	MALAVARD	T Aviation (Tech. aéronautique).
MANGENOT	T Biologie végét. (Orsay).	BRELOT	T Calcul différentiel et intégral.
P. AUGER	T Physique quant. et relat.	NORMANT	T Chimie organique.
MONNIER	T Physiologie générale.	BENARD	T Chimie minérale.
PIVETEAU	T Paléontologie.	BUVAT	T Botanique (E. N. S.).
ROCARD	T Physique (E. N. S.).	DUGUÉ	T Statistiques mathémat.
H. CARTAN	T Mathématiques (E. N. S.).	SOULAIRAC	T Psychophysiologie.
LAFFITTE	T Chimie générale.	ULRICH	T Physiologie végétale.
FAVARD	T Géométrie supérieure.	MARÉCHAL	T Optique théor. et appl.
COULOMB	T Physique du Globe.	KIRRMANN	T Théories chimiques.
M ^{lle} COUSIN	T Biol. anim. (S. P. C. N.).	CHADEFAUD	T Botanique.
CHRÉTIEN	T Chimie minérale.	M ^{lle} LE BRETON	T Physiol. de la nutr.
P. DRACH	T Zoologie.	SALEM	T Mathématiques générales.
KASTLER	T Physique (E. N. S.).	LELONG	T Applie. de l'analyse à la géométrie.
EPHRESSI	T Génétique.	DEVILLERS	T Anat. et histol. comp.
RIVIÈRE	T Géol. (S.P.C.N.) et sédim.	EHRESMANN	T Topologie algébrique.
GAUTHÉRET	T Biologie végét. (P. C. B.).	FRANÇON	T Physique (S. P. C. N.).
R. LUCAS	T Recherches physiques.	GLANGEAUD	T Géogr. phys. et géol. dyn.
A. THOMAS	T Biologie cellulaire.	GODEMENT	T Mathématiques (M. P. C.).
ARNULF	T Optique appliquée.	PISOT	T Techniques mathémat. de la Physique.
M. MORAND	T Enseig. de physique.	E. ROCH	T Géologie.
SOLEILLET	T Physique (P. C. B.).	SCHATZMANN	T Astrophysique.
FORTIER	T Mécan. expér. des fluides.	TERMIER	T Paléontol. stratigraph.
DANJON	T Astronomie.	ZAMANSKY	T Mathémat. générales.
PETIT	T Biologie maritime.	LENNUIER	T Physique (M. G. P.).
QUENEY	T Météorologie et dynamique atmosphérique.	RIZET	T Génétique.
GALLIEN	T Embryologie.	ROUTHIER	T Géologie appliquée.
EICHORN	T Botanique.	M ^{me} TONNELAT	T Physique théorique.
DE CUGNAC	T Biol. végét. (S. P. C. N.).	DIXMIER	T Mathématiques (M. P. C.).
M ^{lle} CAUCHOIS	T Chimie physique.	SOUGHAY	T Chimie générale.
THELLIER	T Physique du Globe.	AIGRAIN	T Electrotechn. génér.
L'HÉRITIER	T Biologie gén. (Orsay).	BRUSSET	T Chimie systématique.
GRIVET	T Radio-Électricité (Orsay).	M. LÉVY	T Physique théorique des hautes éner. (Orsay).
PONCIN	T Mécanique générale.	M ^{me} CHAIX	T Chimie biologique.
DUBREIL	T Arithmétique et théorie des nombres.	M ^{me} HUREL-PY	T Biol. végétale (P. C. B.).
QUELET	T Chimie organique.	PIAUX	T Chimie (M. P. C.).
CAIGNARD	T Géophysique appliquée.	BRUN	T Mécan. théor. des fluides.
CHAMPETIER	T Chimie macromolécul.	LEDERER	T Chimie biologique.
CUVILLIER	T Micropaléontologie.	M ^{me} DUBREIL	T Mathém. (Agrégation).
JUNG	T Pétrographie.	M ^{me} LELONG	T Mathématiques II (E. N. S.).
TRILLAT	T Microscopie et diffraction électronique.	BELLAIR	T Géologie (S. P. C. N.).
WIEMANN	T Chimie org. et structur.	COTTE	T Physique électricité.
JACQUINOT	T Spectroscopie et physique céleste (Orsay).	J.-E. DUBOIS	T Chimie organique.
VASSY	T Physique de l'atmosph.	LAMOTTE	T Zoologie (E. N. S.).
DESTOUCHES	T Théories physiques.	A. MICHEL	T Chimie minér. (Orsay)
AMIEL	T Chimie générale.	OLMER	T Energétique générale.
HOGART	T Minéralogie et cristall.	ROUAULT	T Électricité (Orsay).
J.-P. MATHIEU	T Physique (Optique).	GAUTHIER	T Mécanique appliquée.
COUTEAUX	T Biologie anim. (P. C. B.).	BARCHIEWITZ	T Chimie physique.
MAY	T Zoologie (Orsay).	BRUSSEL	T Physique atomique.
CHOQUET	T Théor. des fonctions et topologie.	BUSER	T Physiologie comparée.
FELDMANN	T Biologie végétale marine.		



Professeurs (suite).

CAMUS	T Phys. végét. (B.M.P.V.).	D. CURIE	Physique (M. G. P.).
CASTAING	T Physique II. Thermod. (Orsay).	DURAND-DELGA	T Géologie.
CURIEN	T Minéral. et cristallogr.	FRÉON	T Chimie organ. (Orsay).
MOYSE	T Physiol. végét. (Orsay).	HELLER	T Physiologie végétale.
NOIROT	T Evol. des êtres organisés.	TORTRAT	T Calcul des probabilités.
PANNETIER	T Chimie générale.	CAILLEUX	T Géologie (S. P. C. N.).
POSSOMPÈS	T Zoologie.	MAGNAN	T Physique (S. P. C. N.).
PULLMANN	T Chimie quantique.	DAUDEL	T Mécan. ondul. appl. à la chimie théor. et à la phys. nucl.
TEILLAC	T Physique nucl. et radio-activité.	Mlle FOURCROY	Biol. végét. (S. P. C. N.).
TONNELAT	T Biol. physico-chimique.	Mme CHOQUET-BRUHAT	T Méc. analytique et mécan. céleste.
VILLE	T Econométrie.	Mlle VEIL	Physiologie générale.
WILLEMART	T Chimie (P. C. B.).	LWOFF	T Microbiologie.
DODÉ	T Chimie (Orsay).	SIESTRUNK	T Mécan. phys. et expér.
FREYMANN	T Recherches physiques.	LACOMBE	T Métal. des métaux Nucl.
GUINOCHET	T Biologie vég. (S. P. C. N.) (Orsay).	BROCHARD	T Physique P.C.B. (Orsay).
ROLLET	T Chimie minérale.	CABANNES	T Mécanique générale.
Mlle JOSIEN	T Chimie (S. P. C. N.).	LESIEUR	T Mathématiques I (Orsay).
CHEVALLEY	T Géomètr. algèbr. et théor. des groupes.	MAZET	T Mécan. génér. (Orsay).
ARNOULT	T Electronique (Orsay).	CAIRE	T Géographie physique et Géol. dynamique.
CHAPELLE	T Physique (Orsay).	COMOLET	T Mécanique des fluides.
DELANGÉ	T Mathématiques (Orsay).	CORABOEUF	Physiol. anim. (Orsay).
DENY	T Mathém. génér. (Orsay).	DELLOUE	Physique de l'exosphère.
GERMAIN	T Mécan. théor. des fluides.	GORENLOT	Botanique II (Orsay).
G. LUCAS	T Géologie.	HOUILLON	Biol. anim. (P. C. B.).
ALLARD	T Chimie physique.	JULLIEN J.	Chimie (S.P.C.N.) (Orsay).
BERTHELOT	T Phys. des partic. Fond.	MALGRANGE	T Tech. math. de la phys. (Orsay).
BRICARD	T Météorol. et physique de l'atmosphère.	OLIVIER	Anthropologie.
Mme ALBE-FESSARD	T Psychophysiologie.	NOZERAN	T Botanique II (Orsay).
FRIEDEL	T Physique des solides (Orsay).	BLANC-LAPIERRE	T Phys. (E. N. S.) (Orsay).
M. JULIA	T Etudes des moléculaires naturelles complexes.	CHEVAUGEON	T Botanique (Orsay).
LENDER	T Biol. animale (S. P. C. N.) (Orsay).	KAHANE	T Mathématiques (Orsay).
MAGAT	T Physico-chim. des radio-éléments.	SAMUEL	T Mathém. (E.N.S. fémin.).
Mlle QUINTIN	T Electrochimie.	KOURGANOFF	T Astronomie (Orsay).
MONOD	T Chimie du métabolisme.	THIRY	T Mécanique céleste.
BENOIT	T Physiol. anim. (Orsay).	ABELES	Physique (S. P. S. C. N.).
DE POSSEL	T Analyse numérique.	AMAT	Physique (P. C. B.).
CHARLOT	T Chimie analytique.	AUBOIN	Géologie.
LÉMÉE	T Physiol. vég. (B.M.P.V.) (Orsay).	Mme BENOIT-GUEUTAL	Phys. nucl. et radio-act. Biologie marine (Villefranche-sur-mer).
GUÉRIN	T Chimie (M. P. C.) (Orsay).	BOUGIS	T Mathématiques (M. P. C.).
M. CHATELET	T Chimie (P. C. B.).	BRUNN	T Géol. histor. (Orsay).
JEAN	T Phys. nucl. (Orsay).	CHABBAL	T Phys. (M. G. P.) (Orsay).
MATTLER	T Physique (S. P. C. N.).	DEHEUVELS	T Mathémat. Propé. (Orsay).
BERGERARD	T Zoologie (Orsay).	D'ESPAGNAT	T Physique théor. (Orsay).
BERTEIN	T Electronique (Orsay).	FURON	T Géologie (S. P. C. N.).
BOUSSIÈRES	T Chimie des radio-élém. (Orsay).	Mme GANS	T Génétique.
Mme COUTURE	T Thermodynamique et méc. physique.	GENÈVES	T Biologie végét. (P. C. B.).
ELLENBERGER	T Géol. des grandes régions du globe.	GUILBERT	T Phys. (C. U. S. Orléans).
FRANC	T Biol. animale (P. C. B.).	HUPE	T Pétrographie.
SCHNELL	T Botan. tropicale (Orsay).	HOLLANDE	T Biologie générale.
STOLKOWSKI	T Physiologie végétale.	LIONS	T Analyse numérique.
ACHER	T Chimie biol. (Orsay).	MAITTE	T Chimie (P. C. B.).
BAUDOIN	T Biol. anim. (P. C. B.).	MEYER	T Physique propédeutique.
BEAUMONT	T Biol. anim. (S. P. C. N.).	NICOLAS	T Géologie appliquée.
BLAMONT	T Géophys., Ionosphère.	PANIGEL	T Biologie générale.
BOURREAU	T Botanique.	RAVIER	T Pétrographie.
		ROSEAU	T Mécan. théor. des fluides.
		ROUBINE	T Electronique.
		SILBER	T Chimie P. C. B.
		UEBERSFELD	T Electronique.
		YVON	T Théories physiques.

Secrétaire général R. POUILLAIN.



Digitized by the Internet Archive
in 2026

ROLE DES STIMULI CHIMIQUES DANS L'ATTRACTION SOCIALE CHEZ *CALOTERMES FLAVICOLLIS* (FABR.)

Par H. VERRON

SOMMAIRE

AVANT-PROPOS	171
INTRODUCTION	173
<i>Chapitre Premier. — Considérations générales sur les odeurs</i>	179
<i>Chapitre II. — Etude de l'interattraction olfactive</i>	185
A. — CONDITIONS EXPÉRIMENTALES	185
<i>Introduction</i>	185
<i>Matériel</i>	185
<i>Méthode</i>	187
<i>Etudes préliminaires</i>	191
B. — ETUDE EXPÉRIMENTALE	192
<i>Introduction</i>	192
1° Double aspect du problème	192
2° Choix des animaux utilisés	192
I. — <i>Etude de la réactivité</i>	195
1° Réactivité des larves	196
A. — Au cours de l'intermue	196
Réactivité à l'égard des larves (p. 196); des nymphes (p. 198); des imagos (p. 200); des reproducteurs néoténiques (p. 205); des soldats (p. 208).	
B. — Au cours de la mue	208
Résumé	211
2° Réactivité des nymphes	213
A. — Au cours de l'intermue	214
Réactivité à l'égard des larves (p. 214); des nymphes (p. 216); des imagos (p. 218); des reproducteurs néoténiques (p. 223); des soldats (p. 228).	
B. — Au cours de la mue	229
Résumé	232

3° Réactivité des imagos	234
A. — Réactivité des imagos ailés après la mue imagi- nale (p. 235); avant le vol nuptial (p. 236); après le vol nuptial (p. 238).	
B. — Réactivité des imagos reproducteurs : réactivité des mâles (p. 241); des femelles (p. 242).	
Résumé	243
4° Réactivité des reproducteurs néoténiques	244
A. — Réactivité des mâles à l'égard des larves (p. 244); des nymphes (p. 247); des sujets néoténiques (p. 248).	
B. — Réactivité des femelles à l'égard des larves (p. 252); des nymphes (p. 254); des sujets néoté- niques (p. 255).	
Résumé	257
5° Réactivité des soldats	260
Réactivité à l'égard des larves (p. 260); des nymphes (p. 260); des soldats (p. 261).	
Résumé	263
II. — Etude de la stimulation	264
1° Stimulation exercée par les larves au cours de l'intermue	264
Stimulation exercée sur les larves (p. 264); les nymphes (p. 265); les imagos (p. 267); les reproducteurs néoténiques (p. 267); les soldats (p. 268).	
Résumé	269
2° Stimulation exercée par les nymphes	269
A. — Nymphes à courts fourreaux alaires.....	269
B. — Nymphes à longs fourreaux alaires.....	271
a) Au cours de l'intermue.....	271
Stimulation exercée sur les larves (p. 271); les nymphes (p. 272); les imagos (p. 274); les reproducteurs néoténiques (p. 274); les soldats (p. 275).	
b) Au cours de la mue imaginale.....	277
Stimulation exercée sur les larves (p. 277); les nymphes en mue imaginale (p. 277).	
Résumé	279
3° Stimulation exercée par les imagos.....	280
A. — Stimulation exercée par les ailés avant le vol nuptial : sur les larves (p. 280); les nymphes (p. 281); les ailés (p. 281).	
B. — Stimulation exercée par les ailés après le vol nuptial : sur les larves (p. 281); les nymphes (p. 282); les ailés (p. 283).	
C. — Stimulation exercée par les imagos reproducteurs ; sur les larves (p. 284); les nymphes (p. 284); les imagos reproducteurs (p. 285).	
Résumé	286
4° Stimulation exercée par les reproducteurs néoté- niques	288
Stimulation exercée sur les larves (p. 288); les nymphes (p. 289); les sujets néoténiques (p. 291).	
Résumé	293
5° Stimulation exercée par les soldats.....	293
Stimulation exercée sur les larves (p. 293); les nymphes (p. 295); les soldats (p. 295).	
Résumé	296

Chapitre III. — Perception olfactive chez <i>Calotermes flavicollis</i>	297
Introduction : La perception des odeurs chez les insectes.....	297
Expérimentation	298
a) Ablation d'organes	298
b) Etude en milieu oxygéné	300
Conclusion	301
Chapitre IV. — Origine et identification de la substance attractive	302
Introduction : Les substances odorantes chez les insectes.....	302
A. — Origine de la substance attractive	303
a) Expérimentation	303
b) Conclusion	306
B. — Nature chimique de la substance attractive	307
a) Extraction	307
b) Isolement et identification	308
Chromatographie sur plaque (p. 309); chromatographie en phase gazeuse (p. 310).	
c) Conclusion	312
CONCLUSION GÉNÉRALE	313
RÉSUMÉ GÉNÉRAL	321
SUMMARY	324
ZUSAMMENFASSUNG	327
BIBLIOGRAPHIE	330

AVANT-PROPOS

Ce travail a été réalisé au *Laboratoire de l'Evolution des Etres organisés*, dépendant de la Faculté des Sciences de Paris.

Pleinement conscient de tout ce que je dois à mon maître M. le P^r GRASSÉ, je lui apporte ici l'expression sincère de ma profonde et respectueuse gratitude. Il m'a honoré de sa confiance en m'acceptant dans son laboratoire malgré ma formation littéraire et en suivant mon travail tout en m'accordant la plus grande liberté. Il a beaucoup contribué à ma formation scientifique et une large part lui revient dans la présente étude.

M. le P^r NOIROT, Directeur de l'enseignement supérieur, à Abidjan, m'a largement fait profiter de sa grande connaissance des Termites et de la Biologie en général. Il n'a ménagé ni ses conseils ni ses encouragements. Je lui sais gré de sa bienveillance et du temps qu'il a bien voulu me consacrer malgré ses lourdes charges.

J'ai eu aussi le privilège d'avoir de fréquents contacts avec M. DELEURANCE, Maître de Recherches au C. R. N. S., dont l'incontestable compétence en Ethologie a été pour moi d'un précieux secours. Je lui exprime ici mes remerciements et mes sentiments amicaux.

C'est grâce à l'extrême bienveillance de M. le P^r PETIT, Directeur du Laboratoire Arago de Banyuls-sur-Mer, que j'ai obtenu tous les animaux dont j'avais besoin. Je le remercie bien vivement ainsi que ses collaborateurs pour les excellentes conditions de travail que j'ai trouvées dans ce laboratoire. Que M. le P^r PETIT trouve ici l'expression de mes sentiments respectueux.

Je tiens à exprimer ma reconnaissance : d'une part, à M. le P^r RICHARD de la Faculté de Rennes qui m'a toujours très cordialement accueilli et qui m'a communiqué d'utiles renseignements bibliographiques; d'autre part, à M. CHAUVIN, Directeur du Laboratoire de Bures-sur-Yvette, qui m'encouragea dans mes premiers travaux et qui m'a toujours manifesté beaucoup de sympathie.

J'ai trouvé en M. Michel BARBIER, Chargé de Recherches au C. N. R. S., un biochimiste très compétent. Il a bien voulu m'offrir sa collaboration, apportant ainsi à l'un des chapitres de ma thèse un intérêt que je n'aurais pu, seul, lui donner. Je lui témoigne ici toute ma reconnaissance.

Je tiens enfin à souligner que j'ai eu l'honneur d'être parrainé au C. N. R. S. par M. le P^r PIERON, Directeur de l'Institut de Psychologie, qui a toujours suivi mes efforts avec une attention bienveillante. Je lui exprime ici ma respectueuse gratitude.

Je n'oublie pas les nombreux collègues et amis, enseignants et techniciens du Laboratoire, qui m'ont beaucoup apporté par leur aide matérielle et par la sympathie qu'ils m'ont témoignée. Ils savent que mon amitié leur est acquise.

INTRODUCTION

L'intérêt suscité, depuis près d'un siècle, par les sociétés animales, a permis de dégager la notion de spécificité des faits sociaux. Le groupe social constitue une réalité distincte qui est autre chose qu'un ensemble d'individus juxtaposés. Physiologiquement différent de l'animal solitaire, le sujet social est à la fois source et objet de stimulations sensorielles qui déterminent des effets de groupe, réactions psycho-physiologiques caractéristiques de la vie en société.

Dans le phylum des Arthropodes, en particulier chez les Isoptères, la diversité des structures sociales montre bien leurs rapports avec la physiologie et le comportement de l'animal, ainsi que l'influence exercée par la société sur l'individu.



On divise les Isoptères en deux grands groupes :

1° *Les Termites inférieurs* comprenant cinq familles : *Calotermitidæ*, *Termopsidæ*, *Rhinotermitidæ*, *Hodotermitidæ* et *Mastotermitidæ* sont caractérisés par la possession de Flagellés symbiotiques.

2° *Les Termites supérieurs*, groupés dans la grande famille des *Termitidæ*, englobent la majorité des espèces connues. Ils ont une morphologie plus évoluée et une organisation sociale généralement plus complexe.

On admet l'existence de trois castes : d'une part, les sexués reproducteurs; d'autre part, les ouvriers et les soldats, considérés comme sexuellement neutres. Sexués et soldats constituent des catégories nettement définies. Les ouvriers, par contre, présentent des caractères qui varient selon la famille à laquelle ils appartiennent (GRASSÉ et NOIROT, 1946; NOIROT, 1955).

La présence de différents types d'individus et l'apparition de certains d'entre eux au cours du développement de la colonie posent le problème du déterminisme de la formation des castes.

Les tenants de la théorie blastogénétique pensent que ce déterminisme doit être recherché dans l'œuf. Pour les partisans de la théorie épigénétique, la destinée de l'individu est liée à l'influence de facteurs externes.

Les faits observés dans l'étude de la différenciation normale des castes semblent parler en faveur de l'une ou de l'autre théorie selon la catégorie et l'espèce auxquelles appartient l'animal :

a) Dans une colonie adulte de Termites inférieurs, notamment chez *Calotermes flavicollis*, l'ontogenèse post-embryonnaire conduit la larve dans la voie de la sexualisation qui aboutit normalement, après 7 mues au moins, à l'imago. Mais des transformations peuvent se produire à différents stades de cette évolution et engager l'individu dans la lignée des neutres : ouvriers et soldats (GRASSÉ et NOIROT, 1946-1947).

b) Un autre type de transformation survient dans les colonies privées du couple fondateur. Des sexués de remplacement apparaissent grâce à la faculté qu'ont les individus, à partir du 4^e stade, de devenir reproducteurs tout en conservant leurs caractères juvéniles (GRASSÉ et NOIROT, 1946). Ces sexués néoténiques se reconnaissent à la pigmentation jaunâtre des téguments, à la réduction ou à l'absence des moignons alaires, et au noircissement des yeux.

L'étude expérimentale sur des sociétés homogènes, c'est-à-dire composées d'individus de même catégorie et de même stade, a permis de faire apparaître certains types de sujets à partir d'individus qui ne les produisent habituellement pas

dans les colonies en équilibre. Un groupe de nymphes du dernier stade de *Calotermes flavicollis* donne, en quelques semaines, tous les types d'individus.

Ainsi, dans une société normale où toutes les castes se trouvent dans des proportions numériques définies, toute rupture d'équilibre favorise la production des catégories manquantes (GRASSÉ, 1952).

Enfin, le cycle saisonnier est un facteur qui, dans les conditions naturelles, semble jouer un rôle important dans la production des castes. Chez *Calotermes flavicollis*, la mue imaginale est suivie d'une apparition massive de nymphes à longs fourreaux alaires et de la formation de nombreux soldats blancs (NOIROT, 1960). Chez les *Termitidae*, en dehors de la courte période de formation des nymphes, les larves ne donnent naissance qu'à des neutres (NOIROT, 1955).

En résumé : l'épigenèse paraît jouer un rôle important dans la plupart des cas :

— elle est certaine chez les Termites inférieurs où la différenciation des castes, à partir d'un même type larvaire, est influencée par l'âge et l'importance numérique de la société;

— elle est conditionnée par des facteurs génétiques chez les soldats des *Termitidae* qui se forment à un stade et aux dépens d'un sexe déterminé;

— elle est bien mise en évidence dans l'étude expérimentale des sociétés homogènes, dont la composition modifie la destinée de l'individu;

— elle se manifeste enfin dans l'influence du rythme des saisons responsables de l'apparition cyclique de certains types de sujets.



Le rôle des facteurs externes, dans le déterminisme de la formation des castes, ne paraît pas douteux; mais les mécanismes mis en jeu restent encore inconnus.

Deux théories s'affrontent pour expliquer l'origine des différents types d'individus.

Une hypothèse très ancienne, émise par GRASSI et SANDIAS (1893) et JUCCI (1924), recourt à l'action des facteurs trophiques. C'est par le gavage, notamment au moyen de salive, que la société formerait les sexués. En fait, si la maturation des gonades requiert une nutrition abondante, cette condition n'est pas suffisante. GRASSÉ et NOIROT (1946 a) ont démontré que cette hypothèse ne s'appliquait pas à *Calotermes flavicollis*.

L'existence d'un facteur inhibiteur a été postulée à propos de la formation des sexués néoténiques. Le couple imaginal inhiberait, par sa présence, le développement des gonades des individus appartenant à la lignée sexuée. La levée de l'inhibition, par suppression des reproducteurs, permettrait l'apparition de sujets néoténiques. L'action inhibitrice des reproducteurs semble démontrée (CASTLE, 1934 a et b; MILLER, 1942; GRASSÉ et NOIROT, 1946 a; LÜSCHER, 1952). On suppose qu'elle s'exerce par l'intermédiaire d'une sécrétion (ectohormone ou sociohormone) absorbée par tous les individus de la colonie. Mais tous les essais faits jusqu'ici, pour prouver l'existence d'une hormone, ont échoué (CASTLE, 1934 a et b; LIGHT, HARTMANN et O. H. EMERSON, 1937; KEENE et LIGHT, 1944; GRASSÉ).

Enfin, certaines observations montrent que l'inhibition est un phénomène complexe qui n'est peut-être pas uniquement hormonal.

GRASSÉ, dans une expérience sur *Calotermes flavicollis* reprise par LÜSCHER (1952), sépare deux colonies, dont l'une est privée de reproducteurs, par une toile métallique empêchant tout échange trophallactique. La société orpheline forme normalement des sexués néoténiques, mais les détruit au fur et à mesure de leur différenciation. L'inhibition est donc levée, mais le comportement est perturbé.

Ainsi, la théorie trophique est insuffisante pour expliquer l'origine des castes, et l'existence d'une hormone, bien que vraisemblable, n'est ni démontrée, ni peut-être seule à intervenir.

On est donc amené à prendre en considération l'hypothèse de GRASSÉ (1949) sur le rôle possible des stimuli sensoriels dans les processus de régulation sociale

L'intérêt que présente l'analyse du comportement des Isoptères est, dès lors, évident.

Un certain nombre de faits, relatifs au comportement social, sont déjà connus chez les Termites.

On sait que les Calotermitidæ sont des animaux xylophages. Ils tirent du bois la cellulose dont ils se nourrissent et qu'ils digèrent grâce à la présence, dans leur tractus digestif, de flagellés symbiotiques. La dégradation du bois s'accompagne de la formation de CO₂, d'hydrogène et de divers acides gras volatils (HUNGATE).

L'ingestion de nourriture brute se double d'échanges alimentaires intenses entre les individus. Cette trophallaxie porte sur deux types de substances élaborées :

— l'aliment stomodéal, donné par régurgitation, est constitué de salive soit pure, soit mélangée à des débris végétaux provenant du contenu du jabot;

— l'aliment proctodéal, distinct des excréments, provient de l'intestin postérieur (GRASSÉ et NOIROT, 1945). Il sort par l'anus sous forme de gouttelettes contenant des Flagellés vivants et des débris de bois. Cette émission est provoquée par des stimuli spécifiques résultant de l'excitation, par un congénère, des derniers segments abdominaux à l'aide des antennes et des pièces buccales.

Les Flagellés symbiotiques sont éliminés (sauf dans de rares exceptions) à chaque mue larvaire. Les échanges trophallactiques s'avèrent donc nécessaires pour assurer, après la mue, la réinfestation indispensable aux fonctions digestives.

D'autre part, si la trophallaxie est fondamentale pour la vie de la société, elle est primordiale pour certains types d'individus qui sont entièrement nourris par leurs congénères. C'est le cas des larves du premier stade, totalement dépourvues de symbiotes, et dont les pièces buccales sont trop molles pour attaquer le bois. De même, les soldats, quel que soit leur âge, dépendent entièrement de la société (GRASSÉ, 1939) et reçoivent leur nourriture des larves âgées. Si, au moment de la fondation de la colonie, les sexués mangent du bois et le digèrent grâce à leurs Flagellés, ils sont exclusivement nourris d'aliment stomodéal (salive pure) dès que leurs descendants sont en mesure d'assurer leur subsistance (GRASSÉ, 1945).

Enfin, on pense que c'est à l'occasion de ces échanges que la substance inhibitrice serait transmise à tous les membres de la société.

En dehors du comportement alimentaire, on observe d'autres types de relations s'établissant entre les individus sous forme de léchage et de contacts antennaires. La reine, en particulier, semble être l'objet de léchage constant de la part des larves. On suppose que la substance inhibitrice serait ainsi prélevée sur le corps de la reproductrice. Quant aux palpations à l'aide des antennes et des pièces buccales, hormis leur rôle dans l'obtention de l'aliment proctodéal, on ignore encore leur intérêt bien qu'elles soient très fréquentes et facilement observables.

Les rapports interindividuels existant dans les sociétés de Termites paraissent donc fondamentaux, tant par leur rôle certain dans l'alimentation ou possible dans la régulation sociale, que par la grande fréquence de leurs manifestations extérieures. Ainsi se trouve abordé le problème de l'interattraction dont il convient d'examiner les multiples composantes.



La première question qui se pose dans l'étude des groupements d'Invertébrés est celle du mécanisme qui maintient les animaux rassemblés en un même territoire.

1° *Dans les groupements élémentaires, ces mécanismes sont simples. La réunion peut être due à l'action d'un agent physique ou chimique : c'est le cas des Phalènes attirées la nuit par une source lumineuse, ou des animaux guidés par l'odeur de la nourriture; c'est encore ce qu'on voit chez les Ophiures qui, dispersés sur un substrat rugueux, se rassemblent sur une surface lisse pour satisfaire à une réaction de contact ou thigmotactisme; enfin, c'est ainsi que se constituent les associations parasitaires dont la Tique, parasite des Mammifères, offre un bon exemple : l'Acarien est attiré par l'odeur ou la chaleur de son hôte. Dans ce dernier cas apparaît une certaine spécificité qui nous approche de la société.*

Les animaux peuvent aussi être maintenus en groupe grâce à une attraction réciproque, qui a été démontrée chez les Acridiens.

Tous ces types de comportement, innés dans leur fond et dans leur forme, entraînent un rassemblement qui a pour conséquence :

— soit une modification du milieu due à un effet de masse, comme cela se produit dans les foules;

— soit une modification de l'individu consécutive à un effet de groupe, bien visible chez le Criquet dont la forme grégaire présente une pigmentation et une morphologie différentes de celles de la phase solitaire.

2° Dans le cas des sociétés animales, les mécanismes du groupement sont infiniment plus complexes. Une société est caractérisée par l'attraction réciproque, non sexuelle, qui s'exerce entre les individus qui la composent. Mais ici les liens physiologiques et psycho-somatiques unissant les membres de la communauté sont étroits et obligatoires. Toute modification de la composition du groupe retentit sur l'anatomie et la physiologie de la colonie.

Le comportement social est inné dans son fond : il suppose un certain degré de psychisme dont il favorise le développement et qui, en retour, le conditionne. Dans sa forme, il reste en grande partie inné chez les animaux où l'apprentissage social ne concerne que des faits limités comme le chant des oiseaux ou la reconnaissance du territoire dans certaines espèces. Chez l'Homme, au contraire, sa partie héréditairement fixée est considérablement réduite.

L'aspect inné du comportement retiendra seul, ici, notre attention. C'est donc l'interattraction, base du fait social, qu'il s'agit d'analyser afin de connaître :

1° Sa nature, qui peut être :

— sensorielle lorsqu'elle fait intervenir la perception d'un phénomène physique ou chimique tel que la lumière, les odeurs, le contact, les vibrations de l'air ou du substrat;

— physiologique, si elle implique un lien d'ordre alimentaire (échanges trophallactiques) ou de nature analogue;

— interne, quand elle se manifeste sous forme d'une pulsion ou appétition sociale (WHEELER, 1926), poussant l'animal vers ses semblables.

2° Sa complexité, c'est-à-dire le nombre et le rôle des divers stimuli mis en jeu.

3° Ses modalités qui, variables selon les catégories de sujets, se manifestent dans les relations interindividuelles, notamment par la fréquence des rapports établis.

L'existence d'une interattraction sociale a été prouvée chez divers types d'Invertébrés et de Vertébrés. Elle dépend de stimuli qui diffèrent selon les espèces. Mais son étude n'a jamais été entreprise de manière systématique.

De toutes les structures formant l'équipement sensoriel des êtres organisés, la réceptivité olfactive figure parmi les plus importantes et les plus largement répandues dans le monde animal.

Base de nombreux comportements, les odeurs sont à l'origine du rapprochement sexuel dans beaucoup d'espèces. FABRE a, le premier, attiré l'attention sur le pouvoir attractif de la femelle de Papillon capable de stimuler les mâles à de grandes distances.

L'identification olfactive des ennemis est bien connue chez les Abeilles et les Fourmis, et se retrouve à travers toute l'échelle zoologique, depuis les Pectens mis en fuite par un suc d'Astérie (PIERON, 1901), jusqu'au Rat apeuré par l'odeur de l'urine de Martre (GOZ, 1951).

Le jalonnage odorant des pistes guide le retour à la colonie de plusieurs espèces de Fourmis (PIERON, 1906) et de certains Termites (GRASSÉ et NOIROT, 1951); et le marquage du territoire par des sécrétions uro-génitales a été décrit dans plusieurs familles de Vertébrés.

Le rôle de l'olfaction dans l'attraction interindividuelle a été mis en évidence par LEDOUX (1945) chez les Blattes. L'auteur dépose deux *Periplaneta* dans un

cristallisoir contenant un tube de toile métallique abritant deux sujets de cette même espèce. Dans 90 % des cas, les individus libres se rassemblent sur le tube, ce qui ne se produit pas si l'abri est imperméable et totalement clos.

GRASSÉ et NOIROT (1951) ont montré l'importance de l'olfaction dans l'orientation des Isoptères et le balisage des pistes. La plupart des Termites, en effet, vont chercher leurs aliments parfois très loin du nid. Le plus souvent, ils circulent à l'abri de la lumière, dans des galeries souterraines ou des tunnels construits en surface, ce qui est le cas de *Bellicositermes*. Certaines espèces, comme *Odontotermes magdalenæ* et les *Macrotermes*, peuvent récolter à l'air libre, de jour ou de nuit, en effectuant des trajets assez considérables. Ils marquent leurs pistes à l'aide de boulettes de terre malaxées, vraisemblablement odorantes, dont la réunion finit par former une véritable chaussée. Les Trinervitermes, par contre, se contentent de baliser leurs chemins avec de minuscules déjections servant de repères olfactifs.

L'odorat tient donc une place importante chez les Termites. GRASSÉ a démontré son rôle dans l'interattraction en abandonnant quelques individus dans une cuve de verre contenant des fragments de bois. En quelques heures, les animaux se rassemblent en deux ou trois amas, grâce à une reconnaissance olfactive.

Ce fait étant établi, il importait d'en faire l'analyse. Mais il convient d'abord d'envisager le problème général des odeurs, de la stimulation et de la perception.

CHAPITRE PREMIER

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES SUR LES ODEURS

INTRODUCTION

De toutes les sensations qui font partie de l'univers sensoriel d'un organisme vivant, la sensation olfactive est, de beaucoup, la plus mal connue. Cela tient sans doute au fait que, si la cécité ou l'anacousie constituent des infirmités suffisamment sérieuses chez l'Homme pour qu'on s'efforce d'en comprendre le mécanisme afin d'y porter remède, l'anosmie, par contre, n'a jamais passé pour une déficience grave.

On connaît pourtant, depuis très longtemps, l'influence des odeurs sur le psychisme humain. Dès la plus haute antiquité, les substances fragrantées étaient utilisées à des fins diverses.

Chez les peuples primitifs, les fumées odorantes faisaient partie des rites religieux et funéraires. On brûlait de l'encens et de la myrrhe dans les lieux de culte et l'on embaumait les cadavres.

HÉRODOTE rapporte qu'après une journée de combat, les guerriers scythes, groupés autour d'un foyer, jetaient, sur les pierres incandescentes, des tiges de haschisch dont l'odeur (due aux alcaloïdes) leur procurait une bienfaisante ivresse.

HIPPOCRATE conseillait de brûler des herbes parfumées le long des rues pour combattre les épidémies, et MAHOMET préconisait l'usage des parfums pour se maintenir en bonne santé.

La science des odeurs s'est beaucoup développée avec les Arabes inventeurs de l'alambic. Elle a connu un grand intérêt sous la Renaissance où l'on croyait aux vertus maléfiques de certaines essences secrètement préparées.

Jusqu'à la Révolution, les produits parfumés seront l'apanage des gantiers qui les utiliseront pour masquer l'odeur des peaux traitées alors de façon très primitive.

De nos jours, si l'industrie des parfums a fait de réels progrès, nos connaissances sur la structure et le mode d'action des corps odorants restent encore bien imparfaites.

STRUCTURE, MODE D'ACTION ET PERCEPTION DES SUBSTANCES ODORANTES

Sans entrer dans le détail d'une science particulièrement complexe, on peut toutefois rappeler quelques notions fondamentales qui sont à la base de toutes expérimentations dans le domaine de l'olfaction.

L'odeur est définie par PAUL ROBERT comme une « émanation volatile caractéristique de certains corps et susceptible de provoquer, chez l'homme ou l'animal, des sensations dues à l'excitation d'organes spécialisés ». Cette définition, purement fonctionnelle, montre que l'odeur est essentiellement une propriété, à résonance physiologique de certaines substances, et qu'elle n'existe qu'en fonction de son action sur un récepteur déterminé.

La recherche d'une appréciation objective de « l'odorité » a amené physiciens et chimistes à tenter de différencier les matières odorantes par des caractères déterminés (LE MAGNEN, 1953). Tous les essais ont, jusqu'ici, échoué.

En ce qui concerne leurs PROPRIÉTÉS CHIMIQUES, on sait que les corps odorants ont un poids moléculaire compris, à peu près, entre 17 et 300. Il existe une relation nette entre ce facteur et l'intensité de l'odeur, mais son rapport avec la qualité est moins apparent.

DURRANS (1920) pensait que, pour être odorante, une molécule devait être non saturée. Si une telle règle connaît beaucoup d'exceptions, il faut reconnaître que, souvent, les composés non saturés sont plus odorants que les corps saturés correspondants. Ainsi, le menthane ($C_{10}H_{20}$), qui est un carbure cyclique saturé presque inodore, donne naissance, par perte de 4 atomes d'hydrogène, à la série des terpènes ($C_{10}H_{16}$), qui sont très odorants.

Remarquons, d'autre part, que des corps, de constitutions chimiques très différentes, ont des odeurs jugées identiques. C'est le cas de la benzaldéhyde (C_6H_5CHO) et du nitrobenzène ($C_6H_5NO_2$) qui ont tous deux une odeur d'amande.

Cependant, il semble bien que, d'une manière assez générale, les substances odorantes soient : d'une part très solubles dans les solvants des corps gras et peu solubles dans l'eau; d'autre part oxydables.

Donc les propriétés chimiques, poids moléculaire, solubilité et saturation de la molécule sont en relation avec le pouvoir odorant, sans, toutefois, en rendre compte de manière systématique.

DU POINT DE VUE PHYSIQUE, plusieurs caractères ont été étudiés en fonction de la fragrance des substances.

TIEMANN a cherché à établir une relation entre l'odeur des corps et leurs propriétés optiques, notamment leur pouvoir rotatoire. GUILLOT et BABIN (1949) ont montré qu'à deux isomères énantiomorphes d'une substance comme le méthylhexylcarbinol pouvaient correspondre des

odeurs d'intensités différentes : le dextrogyre est beaucoup plus odorant. Mais ces rapports ne sont pas nets car beaucoup de racémiques ont une odeur aussi forte que les formes droite ou gauche qui en dérivent.

D'autres auteurs ont cru trouver dans l'examen des spectres d'absorption un moyen de caractériser les odeurs. BECK et MILES (1947 et 1949) montrent que les insectes réagissent à la présence de l'essence de girofle enfermée dans un récipient, mais sont insensibles à cette même substance quand on les en sépare à l'aide d'un filtre absorbant les rayons infrarouges. En fait, des corps inodores absorbent la lumière entre 7 230 et 7 650 Å, alors que certaines substances odorantes n'affectent pas ces mêmes longueurs d'ondes.

HENNING H. (1916) n'a pas été plus heureux avec l'étude des spectres d'absorption dans l'ultraviolet. La règle connaît, là encore, de nombreuses exceptions qui la rendent caduque.

Ainsi, l'étude spectroscopique n'a pas non plus permis de trouver une constante physique commune aux molécules odorantes. Selon GUILLOT et THIBAUT (1952), les deux stéréo-isomères de l'isobornéol peuvent avoir des activités et des odeurs dissemblables, alors que la plupart de leurs propriétés physiques, dont leurs spectres d'absorption, sont identiques.

Enfin, on ne peut pas davantage invoquer *la structure de la molécule*.

L'existence d'un cycle dans une molécule est souvent en rapport avec la présence d'une odeur forte. La série aromatique caractérisée par un noyau benzénique, la série des terpènes dérivée du menthane et l'ensemble des corps hétérocycliques comprennent de nombreuses substances odorantes. Mais il y a beaucoup d'exceptions : ainsi les alcools aromatiques, d'aspect cyclique, sont inodores, alors que leurs homologues linéaires, les alcools aliphatiques, sont odorants.

Cependant, l'architecture globale de la molécule semble jouer un rôle par la position des radicaux substitués. Chez les disubstitués, les positions ortho et para sont plus souvent liées à l'odeur que la position méta. D'autre part, on a vu plus haut que les deux stéréo-isomères de l'isobornéol ont des odeurs différentes (le dextrogyre est plus camphré et le lévogyre plus moisi).

Mais ces constatations ne valent que dans des cas limités, et on connaît un certain nombre d'isomomères, c'est-à-dire de corps ayant même odeur, dont les structures n'ont rien de comparable.

On peut donc dire que, si certaines propriétés chimiques, physiques ou structurales de la molécule sont souvent en rapport avec l'intensité ou la qualité de l'odeur, aucune ne peut permettre de caractériser avec certitude les substances odorantes.

L'odeur n'est donc pas une propriété associée au corps dont elle émane, à l'instar de la couleur ou de la forme, mais résulte de l'excitation d'un organe récepteur particulier. Une substance n'est odorante que dans la mesure où il existe une réceptivité organique à son égard.

Une explication du MÉCANISME DE LA STIMULATION OLFACTIVE a été tentée par quelques auteurs, en faisant appel à certaines données physico-chimiques. Deux faits ont particulièrement retenu leur attention.

D'une part, on sait que les substances odorantes ont beaucoup de facilité à s'adsorber sur les substrats, c'est-à-dire à s'y fixer grâce à des phénomènes de tension superficielle. OUCHAKOW a, d'ailleurs, montré que la quantité de substance adsorbée est fonction, pour un même type de surface, du poids moléculaire et de la volatilité.

EHRENSWARDT (1941) pense que les molécules odorantes viennent s'adsorber, en couche monomoléculaire, à la surface de séparation du cil et de la sécrétion aqueuse. Elles peuvent ainsi arriver au contact du cytoplasme de la cellule et créer une différence de potentiel qui déclencherait l'influx. Les molécules agiraient sur divers types d'accepteurs protoplasmiques qui feraient fonction de récepteurs spécifiques. Ainsi s'expliqueraient la grande diversité des sensations olfactives perçues, grâce à des accepteurs en nombre approprié, et l'absence de sensibilité à certaines odeurs par absence de récepteurs correspondants.

D'autre part, le fait que deux isomères aient des activités différentes ne peut se comprendre que par l'existence d'une adaptation des récepteurs liée à la configuration spatiale de la molécule.

La sensation olfactive résulterait donc de la présence, à la surface de la molécule, d'un ou plusieurs détails stériques qui auraient leurs compléments sur l'organe réceptif.

Quel que soit le mode de perception des odeurs, LA SENSATION OLFACTIVE EST SOUS LA DÉPENDANCE DES CONDITIONS PHYSIOLOGIQUES.

Le seuil absolu varie d'un jour à l'autre dans des proportions plus importantes que pour les autres sensations. Il est donc très difficile à déterminer de manière précise. Certaines substances, comme la vanilline et la coumarine, se prêtent mal à l'étude des seuils différentiels, les accroissements de stimulation ne provoquant pas de modification perceptible de l'intensité. Dans certains cas, on peut obtenir des échelons différentiels suffisamment nets pour vérifier la loi de Weber exprimant la constance de la fraction différentielle. Toutefois, on se heurte souvent au fait que la qualité de l'odeur est modifiée par une simple augmentation de l'intensité. C'est le cas de l'aldéhyde amylo-cinnamique qui, diluée, sent le jasmin, mais dégage une odeur de buis quand elle est concentrée.

La sensation olfactive, comme les autres sensations, est caractérisée par un temps de latence qui sépare l'application du stimulus de la réaction. Ce temps de latence, variable selon l'individu et l'intensité de la stimulation, peut être assez long dans le cas de l'olfaction. Des phénomènes d'adaptation et de fatigue se manifestent aussi, mais cette dernière, spécifique, n'induit d'anosmie que pour le stimulus anormalement appliqué.

Il existe, d'autre part, une interrelation entre l'état physiologique de l'organisme et la perception des odeurs.

Un déséquilibre du milieu interne, causé par un trouble hépatique ou digestif, modifie la sensibilité olfactive et peut entraîner un état de nausée. Certaines carences alimentaires peuvent, momentanément, rendre acceptable l'odeur, normalement jugée désagréable, de l'aliment déficitaire. Un état de réplétion provoque, au contraire, un effet opposé, suscitant un sentiment de dégoût pour une substance habituellement appréciée.

L'olfaction est aussi liée au système hormonal dont les modifications l'affectent parfois. Ainsi, l'intensité odorante de certains muscs varie chez la femme avec le cycle œstrien, et atteint son maximum dans la période de plus grande sécrétion des hormones sexuelles.

On connaît, par ailleurs, des cas où la sensibilité olfactive à certaines odeurs est liée au sexe. Les sujets impubères des deux sexes sont à peu près indifférents aux odeurs douces, dont l'attrait apparaît chez la femme après la puberté.

Enfin, on a observé une relation entre le psychisme et la perception olfactive. Une susceptibilité exagérée aux mauvaises odeurs serait un signe de refoulement et de refus de la sexualité. Une trop grande complaisance à leur égard révélerait une tendance à l'inversion.

CONCLUSION

De ces considérations générales sur les odeurs, il faut surtout retenir :

— D'une part, que *l'odeur résulte de l'excitation d'un organe récepteur spécifique*. Sa mise en évidence est donc liée à l'état réactionnel de l'appareil sensoriel — ou mieux de l'organisme — soumis à une stimulation. Elle dépend alors de l'intensité du stimulus et de l'intégrité des structures organiques.

— D'autre part, que *la sensibilité olfactive est en relation avec l'état physiologique de l'individu*.

Son étude devra donc tenir compte de la situation de carence ou de réplétion du sujet, de son cycle biologique, de son état de maturation et de son sexe.

Il est donc indispensable de bien connaître le matériel qui doit servir à une expérimentation portant sur la perception olfactive.

CHAPITRE II

ÉTUDE DE L'INTERATTRACTION OLFACTIVE

A. — CONDITIONS EXPÉRIMENTALES

INTRODUCTION

On a vu au premier chapitre que l'odeur est un phénomène subjectif et qu'un corps n'est odorant que s'il est susceptible de provoquer chez l'individu l'excitation d'organes sensoriels spécialisés.

Etudier le comportement olfactif d'un animal revient donc à faire une mesure objective de sa réactivité en présence d'une stimulation quantitativement et qualitativement déterminée. Le problème consiste donc à trouver :

— d'une part, une méthode pour apprécier, aussi rigoureusement que possible, la réponse du sujet mis en présence d'un stimulus odorant;

— d'autre part, un moyen d'évaluer, avec précision, la quantité de stimulation utilisée, afin de pouvoir la faire varier à volonté.

MATÉRIEL

1° **Considérations générales sur les olfactomètres.** — La plupart des olfactomètres ont été conçus pour la détermination des seuils absolus et différentiels à diverses odeurs chez l'homme. Leur principe repose

soit sur l'aspiration (méthode de Zwaardmaker), soit sur l'injection dans la narine (méthode d'Elsberg) d'un volume d'air saturé avec une odeur particulière.

Un certain nombre d'appareils ont été réalisés pour éprouver la sensibilité des animaux à des odeurs variées. La technique la plus courante est celle du labyrinthe en T ou en Y dont les branches sont parfois parcourues par des courants d'air (ou d'eau, pour les animaux marins : DAVENPORT, 1950) entraînant, d'un côté, une odeur déterminée.

Ces appareils présentent le double inconvénient :

d'avoir un « effet de paroi » : l'animal, progressant le long d'une paroi pour satisfaire à un besoin de contact, est enclin à prendre la branche du Y prolongeant cette paroi;

— de manquer de finesse de discrimination en ne donnant que des résultats de type « tout ou rien ».

Enfin, l'emploi éventuel de courant d'air ajoute un effet mécanique qui peut interférer avec l'action de l'odeur, et dont le rôle est difficile à apprécier.

2° Nécessité d'un appareil répondant à certains critères. — Afin de permettre à l'animal de repérer la source attractive, il faut maintenir un certain gradient odorant. Pour cela, on évitera de recourir à un appareil clos, susceptible d'être, plus ou moins rapidement, saturé d'odeur.

La réalisation de l'appareil doit être subordonnée à l'emploi d'un système de référence permettant une mesure, aussi fine que possible, de la réactivité de l'animal à l'égard du stimulus.

Le système de référence peut être :

a) *Un temps* : temps pendant lequel un animal reste à proximité de la source attractive. Mais il n'est pas toujours facile à évaluer de manière précise.

b) *Un nombre* : nombre d'individus attirés par le stimulus. Mais le groupement peut surajouter ses effets à ceux de la source stimulante.

Ces deux systèmes ont, de plus, l'inconvénient d'être de type « tout ou rien ».

c) *Une longueur* : distance séparant l'animal de la source au cours de ses déplacements. Elle est facile à apprécier et donne une estimation plus fine, grâce à la continuité de la mesure.

Enfin, l'olfactomètre doit être facilement démontable et permettre un nettoyage parfait après chaque expérience.

C'est ce triple critère qui a conduit à la réalisation de l'appareil utilisé ici (VERRON H., 1957).

3° **Description de l'olfactomètre.** — Dans sa forme définitive, l'appareil se présente comme une gouttière en plexiglas, de section rectangulaire, de 30 cm de long et de 5 cm de large (fig. 1). Il est gradué en centimètres et comporte, longitudinalement et des deux côtés, une bordure en saillie de 5 mm de large. La gouttière est fermée dans sa longueur par une toile métallique repliée sur les bords en saillie et main-

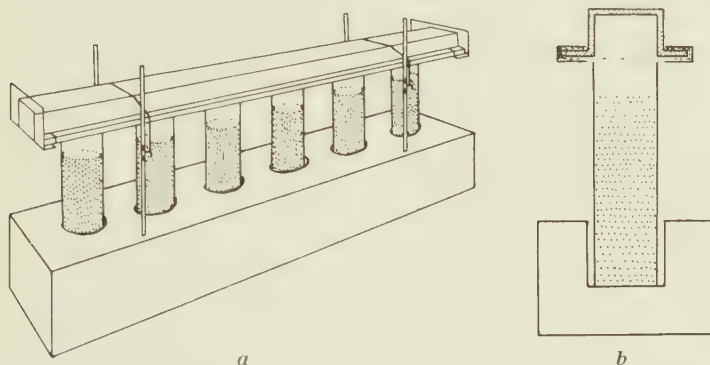


FIG. 1. — a : olfactomètre. b, coupe transversale.

tenue par une gorge métallique s'encastant sur chacune des saillies. Elle est obturée à chaque extrémité par des glissières en plexiglas retenues au moyen de fils de caoutchouc.

L'appareil repose, par sa face grillagée, sur six tubes équidistants de 9 cm de haut sur 2,5 cm de diamètre. Ces tubes sont remplis de sable humide (sable de Fontainebleau) jusqu'à 1,5 cm du bord.

MÉTHODE

1° **Conditions physiques.** — a) *Lumière.* — Les Termites sont des animaux lucifuges. Toutes les expériences ont donc été faites en chambre noire. Le choix d'une lumière rouge faible pour éclairer le dispositif nous a été suggéré par les travaux de RICHARD (1950).

b) *Température et humidité.* — Le laboratoire est chauffé à 24°, température à laquelle se font les élevages, afin d'éviter les chocs thermiques lors du prélèvement des animaux.

Des expériences préliminaires ont montré que les Termites paraissent beaucoup plus sensibles à l'humidité du substrat qu'à celle de l'air. Toutefois, pour éviter une éventuelle cause d'erreur, on s'est efforcé de réaliser une atmosphère de 80° hygrométriques. D'autre part, le sable contenu dans les tubes de l'olfactomètre est humidifié par addition de 10 g d'eau.

Ces conditions ont été rigoureusement contrôlées et maintenues aussi constantes que possible.

c) *Ventilation.* L'hétérogénéité des résultats obtenus, au cours de la première année d'expérimentation, a permis de constater que nos animaux étaient particulièrement sensibles aux courants d'air. On a donc été amené à enfermer l'olfactomètre dans une boîte munie d'un couvercle de verre permettant l'observation.

2° *Fonctionnement de l'olfactomètre.* a) *Mise en place.* Les tubes, dont le fond percé d'un trou est recouvert d'un mince tampon de coton, sont remplis de sable de Fontainebleau jusqu'à 1,5 cm du bord. Ils sont alors posés dans un cristallisoir contenant de l'eau qui monte dans les tubes par capillarité. Quand le sable est bien humecté, les tubes sont retirés du cristallisoir, et le surplus d'eau éventuellement chassé pour obtenir une surface nette. Les tubes, présentant un poids identique, sont placés dans les alvéoles d'un socle en bois portant quatre tiges métalliques disposées comme les sommets d'un rectangle. La gouttière de plexiglas est alors posée sur les tubes, solidement maintenue entre les tiges métalliques par des bracelets de caoutchouc prenant appui sur ces tiges.

b) *Conduite de l'expérience.* — Avant la pose de la gouttière, un groupe de Termites est placé dans l'un des tubes de l'olfactomètre. L'appareil étant mis en place, un individu est introduit dans la gouttière et sa position est repérée, toutes les trois

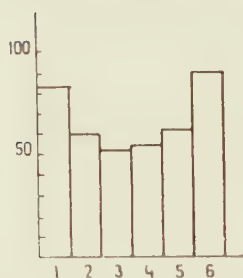


FIG. 2.

*Expérience
avec l'appareil vide.*

En abscisse : les différentes zones de l'appareil numérotées de 1 à 6.

En ordonnée : le nombre d'arrêts effectués par l'animal au-dessus de chaque tube.

minutes pendant une heure, grâce à la graduation centimétrique. On constate que l'animal parcourt plusieurs fois la longueur de la gouttière en marquant des arrêts, plus ou moins prolongés, au-dessus du tube où se trouve le groupe attractif.

Le comportement est noté de la manière suivante : on considère, dans l'appareil, six zones égales correspondant aux six tubes numérotés de 1 à 6. On porte sur un diagramme (fig 2) la fréquence des passages de l'animal dans les différentes zones.

L'observation montre que le réacteur manifeste une activité de quête dans une région d'autant plus réduite, autour du tube contenant le groupe attractif que la stimulation exercée est plus forte.

c) *Conditions d'utilisation.* — Afin d'éliminer toute perturbation due aux traces odorantes provenant d'une précédente expérience, l'appareil doit être parfaitement nettoyé après usage. Pour réduire la perte de temps causée par ces précautions indispensables, et éviter une trop longue interruption dans l'expérimentation en cours, on dispose de plusieurs appareils. Après chaque expérience, le tube ayant contenu le groupe attractif est changé, et la gouttière utilisée est

remplacée. En fin de journée, les appareils sont démontés. La toile métallique est brossée avec un pinceau à poils raides, puis lavée à l'eau courante ainsi que les tubes utilisés. L'intérieur de la partie en plexiglas est nettoyée avec un tampon de coton humide. Ces différents éléments sont ensuite mis à sécher à l'air libre durant la nuit.

Ainsi, dans l'ignorance où nous étions alors, quant à la nature chimique de la substance odorante, donc de ses solvants, nous pensions pallier l'éventuelle inefficacité d'un lavage à l'eau par un temps d'évaporation aussi long que possible.

Cette technique nous a donné entière satisfaction (la substance, aujourd'hui identifiée, est en effet très volatile).

3° Le stimulus. — La nécessité de définir avec précision le stimulus utilisé nous a amenés à prendre l'individu comme unité de stimulation. La qualité du stimulus se trouve alors définie par le choix d'un certain type d'animaux (larves, nymphes, soldats, etc.). L'intensité de la stimulation est liée au nombre d'individus servant de stimulus : on peut en effet penser que la quantité d'odeur émise par un groupe de sujets est approximativement proportionnelle à l'importance numérique du groupe, ou encore à ce que nous avons appelé sa « densité ». On utilisera donc, pour simplifier, les termes de « densité » du groupe stimulant ou « d'intensité » du stimulus.

Nous avons expérimenté avec 5 intensités différentes de stimulation mesurées par les 5 densités de groupe (ou nombre d'individus composant le groupe stimulant) suivantes : 1, 5, 10, 15 et 20.

4° Origine et utilisation des animaux. — Tous les Termites qui ont servi à l'expérimentation proviennent de la région de Banyuls-sur-Mer (Pyrénées-Orientales) où on les trouve en abondance dans les souches de vigne et de micocoulier.

Ils ont été :

— soit utilisés sur place quand les conditions de travail l'exigeaient : dans le cas de certains types rares ou d'apparition fugace comme les soldats, les ailés après le vol, les sujets en mue;

— soit mis en élevage selon la technique de Grassé et Noirot et utilisés en cours d'année à Paris.

Enfin, pour quelques expériences ou pour certains contrôles, il était utile d'avoir sous la main du matériel frais qui a été conservé dans les souches d'origine (vigne ou micocoulier) installées dans une chambre chaude spécialement conçue pour cet usage.

Les expériences ont été faites avec des animaux en bon état, c'est-à-dire avec des individus ne présentant ni défaut anatomique, ni blessure, ni déséquilibre physiologique visible par la formation excessive d'urates. Les groupes stimulants n'ont jamais été utilisés deux fois dans la même journée. Ils ont été remis en élevage après chaque expérience. Les réacteurs n'ont servi qu'une seule fois.

Les fluctuations constatées, d'un individu à l'autre, dans la réacti-

vité sont dues à l'impossibilité de contrôler l'état physiologique des animaux. Pour que le phénomène étudié ne soit pas masqué par les différences interindividuelles, le nombre de réacteurs utilisés, dans chaque type d'expérience, a été fixé expérimentalement à 20.

5° Etude statistique des résultats. — On considère, dans l'olfactomètre, 6 zones successives graduées : de 1 à 5, 6 à 10, 11 à 15, 16 à 20, 21 à 25, 26 à 30, et correspondant aux 6 tubes de l'appareil.

La position de l'animal, dans la gouttière, étant repérée toutes les 3 minutes, on dispose donc, au bout d'une heure, de 20 relevés pour chaque réacteur. La réactivité est mesurée par le nombre de fois qu'on repère l'animal dans la zone où se trouvent ses congénères : c'est ce qu'on a voulu exprimer dans le texte par les formules plus simples de « nombre de passages » ou « nombre de réponses ».

Pour toutes les expériences, le groupe stimulus a été placé dans le tube situé dans la zone 11-15.

Exemple de protocole expérimental. — Réactivité des larves à l'égard d'un groupe stimulant de 15 nymphes (série de 20 expériences).

Temps (en mn)	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
3	2	4	23	17	8	11	12	5	3	14	14	11	26	17	11	26	19	7	5	17
6	24	6	2	13	17	13	17	17	13	4	2	10	26	13	10	13	27	7	16	20
9	13	2	18	26	26	11	1	7	14	7	15	19	24	13	12	2	10	7	11	26
12	15	12	7	20	26	25	7	17	5	9	4	29	28	13	19	1	27	4	16	9
15	13	13	12	24	27	23	6	17	12	26	12	6	27	22	25	6	27	11	26	12
18	20	2	14	23	22	21	1	18	12	6	11	2	15	24	12	13	19	11	3	27
21	23	11	12	2	9	14	6	22	12	11	12	22	8	22	12	13	27	9	20	22
24	29	8	27	2	12	13	12	6	16	6	13	26	5	23	12	11	29	10	13	9
27	21	6	14	4	12	12	27	14	13	28	3	3	27	18	13	11	29	12	12	29
30	11	2	11	4	12	13	12	23	12	24	12	28	26	20	12	13	29	9	23	18
33	3	13	1	6	12	14	5	22	12	26	13	2	25	25	8	13	23	7	24	24
36	2	19	5	25	12	14	1	14	13	14	13	18	23	24	3	13	5	12	13	5
39	12	6	20	16	9	12	7	12	28	11	15	25	26	22	13	8	2	13	1	19
42	14	4	3	2	12	14	7	13	24	18	12	28	23	24	13	13	12	12	19	12
45	2	15	8	11	14	14	14	12	14	26	5	28	24	26	12	11	24	12	28	9
48	8	10	1	21	27	13	13	14	6	7	12	17	12	24	3	13	17	11	9	12
51	17	12	28	11	26	14	12	7	4	2	5	3	25	23	12	12	27	13	10	12
54	13	13	3	15	21	12	2	3	3	28	11	2	2	13	13	13	24	13	4	11
57	13	22	5	19	29	13	4	13	12	16	12	23	27	13	13	21	26	13	18	11
60	22	20	1	7	29	14	23	14	15	13	12	6	4	13	13	11	24	13	27	18
	8	7	5	4	7	17	6	8	12	5	15	1	2	6	14	14	1	12	4	6

Les totaux indiquent le nombre de passages effectués par chaque réacteur dans la zone 11-15 où se trouve le stimulus.

Ces résultats ne sont significatifs d'une attraction exercée par le groupe stimulus que s'ils sont nettement différents de ceux qu'on obtiendrait par un comportement au hasard du réacteur, c'est-à-dire par une répartition égale des « passages » dans les 6 zones.

Pour apprécier cette différence, on calcule le t de Student donné par la formule :

$$t = \frac{(m - \mu)}{\sigma / \sqrt{N}},$$

où :

m désigne la moyenne du nombre des passages effectués par les 20 réacteurs dans la zone attractive;

μ désigne la moyenne des passages effectués par un réacteur non stimulé;

σ désigne la variance;

N désigne le nombre d'expériences.

Pour éprouver la signification de la différence entre les résultats obtenus dans chaque série d'expériences, on fait une analyse de la variance qui conduit à calculer le rapport de Snédecor donné par la formule :

$$F = \frac{Sng(mg - m)^2}{K - 1} \bigg/ \frac{S(x - mg)^2}{N - K}$$

dans laquelle :

— ng désigne le nombre de valeurs et Sng leur somme dans chaque série;

— mg désigne la moyenne des ng valeurs;

— m désigne la moyenne de l'ensemble;

— x désigne la valeur expérimentale de la variable;

— K désigne le nombre de séries;

— N désigne le nombre total des valeurs dans l'ensemble des K séries.

Les résultats obtenus dans le calcul de ces formules sont comparés aux valeurs données dans les tables de Student (pour le test t) et de Snédecor (pour l'indice F).

On obtient ainsi leur seuil de signification.

ÉTUDES PRÉLIMINAIRES

1° Expériences avec l'appareil vide. — Afin de vérifier l'isotropie de l'olfactomètre, une série d'expériences a été faite avec 20 réacteurs différents sans groupe attractif. On constate (fig. 2) que l'animal ne marque aucune préférence pour une zone particulière de l'appareil à l'exception des extrémités. Le Termite s'attarde, en effet, près des glissières où il tente de trouver une sortie.

2° Mise en évidence d'une attraction d'ordre chimique. — Dix expériences ont été réalisées pour montrer que l'attraction exercée sur le sujet réacteur est d'ordre chimique.

On utilise une source stimulante composée de 40 cadavres frais de

larves de *Calotermes*. Les résultats obtenus sont hautement significatifs au seuil de $P = .01$ ($t = 7,4$). Ces expériences prouvent que les individus pris comme réacteurs sont attirés par l'odeur de leurs semblables.

B. — ÉTUDE EXPÉRIMENTALE

INTRODUCTION

1° Double aspect du problème.

GRASSÉ définit le fait social par les stimulations réciproques, non sexuelles, existant entre les individus qui vivent en société : « L'individu pris isolément exerce sur ses semblables une stimulation spécifique et est lui-même soumis aux stimulations non moins spécifiques du groupe » (GRASSÉ, 1951).

Cette définition met clairement en évidence le double aspect des relations interindividuelles existant dans une société.

Il faut considérer :

— d'une part, l'*animal en tant que réacteur*, c'est-à-dire comme individu répondant aux stimulations de son milieu social;

— d'autre part, l'*animal en tant que stimulus*, c'est-à-dire comme sujet induisant une réaction chez ses congénères.

Il est bien évident que ce qu'on observe, dans les rapports immédiats qu'un individu établit avec ses semblables, est la résultante dynamique des possibilités de réaction du premier et des capacités de stimulation des seconds. Seule l'analyse des résultats permet de déterminer ce qui revient aux uns et aux autres.

C'est donc par un simple souci de clarté que nous diviserons cette étude expérimentale en deux parties :

— dans une première partie nous étudierons la réactivité de chaque type d'individus à l'égard des représentants des diverses castes;

la deuxième partie sera consacrée à l'étude de la stimulation exercée par les différentes castes sur les animaux pris à divers stades de leur développement.

2° Choix des animaux utilisés.

Afin de pouvoir comparer entre eux les résultats obtenus au cours des différentes catégories d'expériences, il est nécessaire d'employer un matériel aussi homogène que possible. Nous sommes donc amenés à définir avec précision les divers types d'animaux qui ont été utilisés dans cette étude.

1° **Les Larves.** — a) *Animaux au cours de l'intermue.* — Chez *Calotermes flavicollis*, on éprouve de grosses difficultés à déterminer avec exactitude les différents stades larvaires. GRASSÉ et NOIROT (1958) ont tenté de les caractériser par la mesure de la largeur de la tête de l'animal. Mais ce critère, selon l'auteur lui-même, ne donne qu'une approximation. Pour nous assurer de la parfaite identité des sujets utilisés dans nos expériences, nous avons pris des individus de grande taille ne présentant aucune trace d'ébauches alaires. Il s'agit donc soit de larves âgées, soit de pseudergates. Ces derniers sont des individus de grande taille parfois jaunâtres, provenant :

— soit de nymphes ayant subi des mues régressives qui ont entraîné une extrême réduction ou une disparition totale des fourreaux alaires;

— soit de larves ayant continué à muer sans acquérir d'ébauches alaires.

Dans la mesure où les fourreaux alaires ont complètement disparu et où la pigmentation est absente, les pseudergates se distinguent difficilement des larves. Les animaux de type larvaire ont été prélevés dans les élevages au moment de l'expérimentation.

b) *Larves en mues.* — Il s'agit d'individus ayant les mêmes caractéristiques que les précédents, mais qui s'apprentent à changer de cuticule. La mue débute par une vidange complète du tractus intestinal. L'animal présente alors un corps entièrement blanc, à l'exclusion des pièces buccales qui restent fortement pigmentées. La mue dure environ six jours en élevage et se termine par le rejet de l'exuvie qui fait apparaître un animal blanc dont les pièces buccales sont très légèrement colorées. Contrairement à ce qui se passe pour la mue imaginale, qui se produit à une époque déterminée de l'année, les mues larvaires apparaissent sans aucun synchronisme. On ne dispose donc jamais d'une grande quantité de sujets en mue au même moment, ce qui a beaucoup limité le nombre des expériences.

2° **Les Nymphes.** — Ces animaux se reconnaissent facilement grâce à la présence de fourreaux alaires situés de chaque côté du corps. On admet généralement l'existence de trois stades nymphaux, mais l'observation, dans les élevages, de mues stationnaires et de mues régressives permet de penser que l'individu traverse plus de trois stades au cours de sa vie nymphale.

Nous avons expérimenté avec deux types de nymphes. Il s'agit, d'une part de sujets dont les fourreaux alaires très courts n'excèdent pas une longueur de 1 mm, et d'autre part d'insectes du dernier stade présentant de très longs fourreaux alaires (1,6 à 1,8 mm).

3° **La mue imaginale.** — On sait qu'au moment de la mue imaginale, la nymphe de *Calotermes flavicollis* présente un corps blanc laiteux et un début de pigmentation des ébauches oculaires. Dans la région de Banyuls-sur-Mer, cette transformation apparaît approximative-

ment entre le 15 juillet et le 15 août. C'est à cette époque de l'année et dans leur habitat naturel que les animaux utilisés ont été prélevés.

Lors d'une première étude de la mue imaginale, nous avons obtenu des résultats particulièrement discordants qui nous ont amenés à observer attentivement le déroulement de ce phénomène.

Par des expériences journalièrement répétées au cours de la décade durant laquelle s'effectue le changement de cuticule, nous avons constaté une modification de la stimulation exercée par ce type de nymphes. Alors que, pendant les premiers jours de la mue, les animaux ont un effet attractif évident sur leurs semblables des différentes castes, à l'approche de l'exuviation cette attractivité cesse complètement.

D'autre part, au cours de cette même durée, nous avons remarqué, chez ces animaux, une modification morphologique qui permet de diviser en deux étapes le processus de passage de la nymphe à l'imago. Dans un premier temps, couvrant approximativement la première moitié de la période de mue, les fourreaux alaires se gonflent tout en restant accolés au corps de l'animal. Dans un deuxième temps, correspondant à la seconde moitié de cette période, les fourreaux alaires gonflés s'écartent nettement du corps de l'insecte. Il existe peut-être aussi des critères histologiques pour caractériser ces deux étapes, mais leur étude n'a pas été faite.

L'expérimentation a montré que ces deux modifications, morphologique et éthologique, sont synchrones, et qu'aux deux aspects observés correspondent les deux phases constatées dans le comportement. Nous verrons, dans l'étude de la réactivité, qu'à chacune de ces phases les animaux établissent des rapports différents avec leurs semblables.

4° Les imagos. — L'étude du comportement social des imagos a été faite à deux périodes nettement définies de leur existence. Durant la première période, qui s'étend de la fin de la mue imaginale à la fondation de la colonie, l'animal pourvu d'ailes n'est pas un sexué reproducteur. Cette période peut durer de trente à quarante-cinq jours. Elle correspond, dans la région de Banyuls-sur-Mer, aux mois de septembre et octobre, mais sa durée varie selon les années. Les ailés restent dans la colonie, se groupent dans les parties périphériques du nid en attendant le moment favorable pour essaimer. Après le vol nuptial, qui est d'ailleurs très court, les couples se forment et pénètrent dans une souche quelconque.

Le comportement des ailés est étudié à deux moments distincts de la première période. D'une part, avant le vol nuptial, les individus ont été pris dans la colonie à des dates plus ou moins proches de celles de l'essaimage (environ 15 à 30 jours). D'autre part, après le vol nuptial, lors d'un essaimage auquel nous avons assisté le 10 octobre 1958, les ailés ont été recueillis dès leur retour au sol, et leur étude expérimentale faite immédiatement. La difficulté d'assister à un vol et

la nécessité de travailler sur un matériel frais nous ont contraints à limiter beaucoup le nombre de ces expériences. C'est ainsi que nous avons dû nous contenter d'utiliser des groupes stimulus de deux densités seulement et de n'étudier la réactivité qu'envers quelques castes.

La deuxième période commence à la fondation de la colonie. L'individu perd alors ses ailes, creuse une loge nuptiale, s'accouple et devient un sexué fonctionnel. Cette deuxième période correspond à la vie de l'imago reproducteur. L'étude a porté sur des sexués ayant fondé leur colonie au Laboratoire. Ils ont été prélevés, pour l'expérimentation, un an après la fondation, alors que la colonie possédait de 10 à 50 individus.

5° **Les Sexués néoténiques.** — Ce sont des sexués de remplacement qui apparaissent spontanément dans les colonies privées du couple fondateur. Toute larve ou toute nymphe qui n'est plus soumise à l'influence inhibitrice des sexués fonctionnels peut se transformer en sexué néoténique. Les téguments de l'animal prennent alors une coloration jaunâtre, tandis que ses ébauches oculaires se développent et donnent des yeux composés qui se pigmentent plus ou moins complètement. La ponte survient au cours du deuxième mois qui suit la disparition des reproducteurs. Les néoténiques nécessaires aux expériences ont été obtenus en laboratoire par simple isolement d'une trentaine de larves. Ils ont été utilisés trois mois après la mise en élevage. Toutes les colonies possédaient alors des œufs en plus ou moins grande quantité, ce qui garantit l'état normal des sujets employés.

6° **Les Soldats.** — Toujours en très petits nombres dans les colonies, leur rôle est resté, jusqu'ici, assez obscur. Au moment de la mue imaginale, toutefois, ils apparaissent en quantité plus importante. Afin d'expérimenter sur des lots suffisants d'animaux, nous avons entrepris cette étude en été, et sur des sujets prélevés directement dans les colonies.

Les mues sont trop rarement observées pour permettre une étude particulière de cette phase. D'autre part, le stade soldat-blanc, difficile à obtenir en quantité suffisante, n'a fait l'objet d'aucune expérience.

I. — ÉTUDE DE LA RÉACTIVITÉ

Cette étude a pour but d'examiner le comportement de chaque type d'individus composant une société à l'égard de ses semblables des différentes castes.

Il s'agit tout d'abord d'apprécier le seuil de réactivité de l'animal, c'est-à-dire de voir quelle est l'intensité du stimulus nécessaire pour provoquer une réponse de sa part. Il faut aussi savoir si l'individu est capable de faire une discrimination entre les castes et, pour cha-

cune d'elles, s'il réagit en fonction de l'importance du groupement. On pourra comparer alors le mode de réaction des divers types de sujets et montrer ce qu'ils ont de commun et ce qui les caractérise.

L'expérimentation consistera donc à soumettre chaque sorte de réacteurs à une stimulation variable en qualité et en quantité.

Rappelons à ce propos que :

— la variation qualitative réside dans l'utilisation de lots attractifs homogènes appartenant à des castes déterminées;

— la variation de l'intensité est mesurée par le nombre plus ou moins grand d'insectes composant le groupe stimulus;

— dans toutes les expériences, la réactivité à l'égard de chaque densité de groupement : 1, 5, 10, 15 et 20 animaux, est mesurée par le nombre total des passages observés au-dessus de la source stimulante, pour 20 réacteurs de même stade au cours de leurs déplacements dans l'olfactomètre pendant une durée d'une heure.

Les résultats ne seront interprétés qu'en fonction de la réactivité, l'étude de la stimulation faisant l'objet de la deuxième partie de ce chapitre.

1° Réactivité des larves.

Nous précisons à nouveau que les sujets utilisés, soit comme réacteurs, soit comme groupe attractif, sont des individus de grande taille ne présentant aucune trace d'ébauches alaires. Nous appelons donc larves des animaux de type larvaire pouvant éventuellement être des pseudergates.

A. — RÉACTIVITÉ DES LARVES AU COURS DE L'INTERMUE

1° Réactivité à l'égard des larves. — La larve âgée présente un seuil de réactivité assez bas. La présence d'un seul individu de la même caste dans l'un des tubes de l'olfactomètre provoque un passage ou une activité de quête du sujet réacteur au-dessus de ce tube. Vingt réacteurs observés pendant une heure ont été repérés 86 fois au-dessus de la source attractive. Ce résultat traduit une réaction nettement positive confirmée par l'épreuve statistique. L'écart-type est de 1,9 et le *t* de Student égal à 2,27 montre que le résultat diffère significativement de l'hypothèse nulle au seuil de $P = .05$.

Si l'on accroît l'importance de la source olfactive, on observe une augmentation corrélative du nombre de passages des réacteurs au-dessus du groupe stimulus (fig. 3).

Le tableau 1 montre que la réactivité augmente avec la densité du groupement. On remarque toutefois que pour les densités 10 et 15, les réactions restent du même ordre.

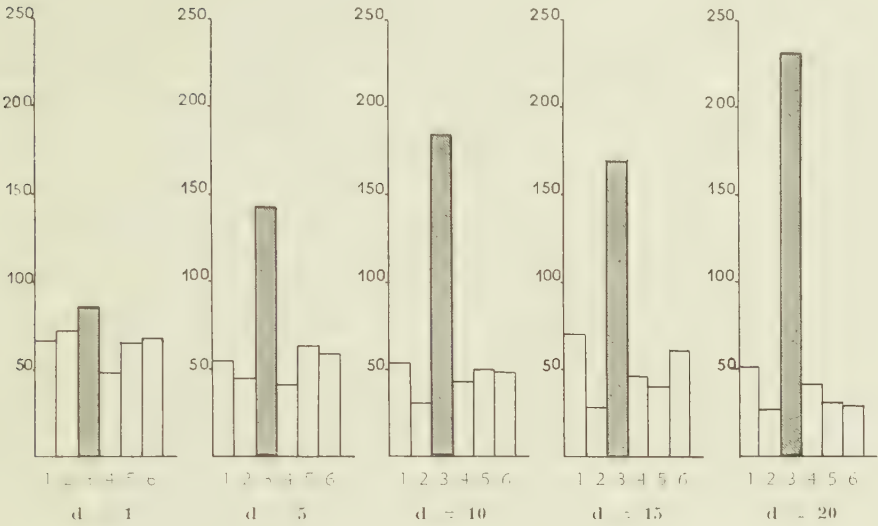


FIG. 3. — Réactivité des larves envers les larves.

En ordonnée : le nombre de passages effectués par les réacteurs.

En abscisse : les différentes zones de l'appareil.

3 : zone où se trouve le groupe stimulant.

d : densité du groupe stimulant.

TABEAU 1

DENSITÉ DU GROUPE STIMULANT : LARVES	1				5				10				15				20			
NOMBRE DE PASSAGES EFFECTUÉS PAR LES RÉACTEURS : LARVES	86				142				183				168				229			
VARIATION INTER- INDIVIDUELLE	8	5	7	4	16	7	11	2	7	9	11	5	11	5	12	10	12	8	15	11
	5	2	3	5	11	6	5	5	13	8	8	12	15	14	11	9	6	10	15	16
	6	3	6	3	8	3	8	13	18	5	11	11	14	7	3	10	15	12	4	11
	6	1	6	1	9	4	6	8	5	6	8	2	4	8	1	11	14	13	18	6
	3	5	3	4	5	2	9	4	11	9	13	11	2	6	3	12	9	8	11	15
ECART-TYPE	1,9				3,68				3,15				4,38				3,77			
t	2,27 (P = .05)				4,5 (P = .01)				8,2 (P = .01)				5,1 (P = .01)				9,62 (P = .01)			

L'analyse de la variance intergroupe donne, pour 4 et 95 degrés de liberté, un indice de Snédecor $F = 10,22$. Ce chiffre très significatif indique une discrimination nette entre les différents groupements attractifs. La comparaison linéaire donne un indice $F = 35,7$, hautement significatif, qui confirme l'existence d'un rapport étroit entre la réactivité de la larve et l'importance du groupe stimulant.

2° *Réactivité à l'égard des Nymphes.* — Cette série d'expériences réalisées avec un groupe stimulant constitué de nymphes du dernier stade a donné des résultats assez différents (tableau 2).

On constate tout d'abord que la larve, qui réagit positivement à la présence d'un unique sujet de la même caste, ne manifeste pas d'intérêt particulier pour le tube contenant une nymphe du dernier stade. Il faut un minimum de 5 individus pour obtenir une réaction légèrement positive révélée par 82 passages, résultat qui n'est significatif qu'au seuil de $P = .10$ ($t = 1,83$). Si l'on augmente le nombre des individus constituant la source attractive, on note un accroissement du nombre de passages du réacteur (fig. 4).

TABLEAU 2

DENSITÉ DU GROUPE STIMULANT : NYMPHES	5	10	15	20
NOMBRE DE PASSAGES EFFECTUÉS PAR LES RÉACTEURS : LARVES	82	115	154	186
VARIATION INTERINDIVIDUELLE	4 5 6 4 3 5 9 2 5 3 6 2 3 3 4 3 3 4 4 3	1 8 4 6 5 8 5 13 6 2 6 15 2 2 3 7 6 8 1 7	8 17 15 14 7 6 1 1 5 8 2 12 4 12 6 4 7 5 14 6	7 6 11 13 8 8 13 5 11 13 1 10 17 10 13 11 8 6 5 10
ECART-TYPE	1,53	3,66	3,97	3,09
<i>t</i>	1,83 (P = .10)	2,95 (P = .01)	4,92 (P = .01)	8,62 (P = .01)

Comme à l'égard des larves, la réactivité à l'égard des nymphes du dernier stade augmente avec la densité du groupement. Mais, ici, on note que cette variation est linéaire et que la discrimination est parfaite entre chaque densité perçue. Ceci tient sans doute au fait que le dernier stade nymphal étant facile à caractériser, il constitue un matériel plus homogène que les sujets de type larvaire.

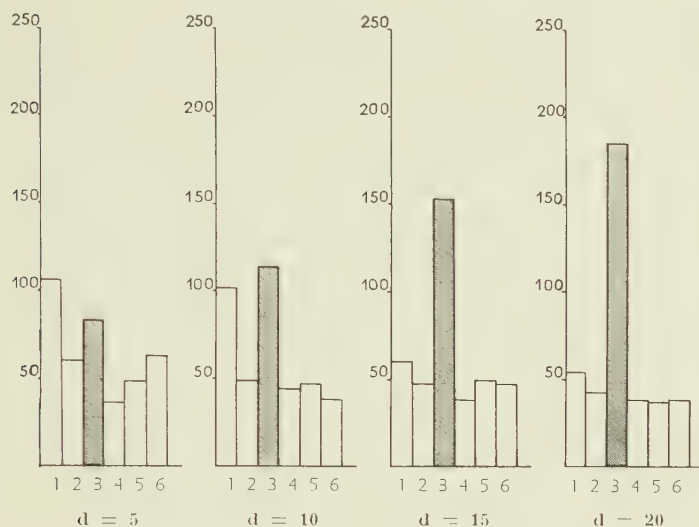


FIG. 4. — Réactivité des larves envers les nymphes.

En ordonnée : le nombre de passages effectués par les réacteurs.

En abscisse : les différentes zones de l'appareil.

3 : zone où se trouve le groupe stimulant.

d : densité du groupe stimulant.

L'analyse de la variance intergroupe donne un indice $F = 7,84$, très significatif, qui montre, là encore, une discrimination parfaite entre les différents groupements attractifs. La comparaison linéaire donne un indice $F = 23,6$ dont la haute signification confirme l'étroite relation existant entre la réactivité et l'importance de la source attractive.

3° Réactivité à l'égard des Nymphes en mue imaginale. — Nous avons vu que l'on peut distinguer morphologiquement deux phases dans le déroulement de cette mue :

a) *Première phase.* — A l'égard des animaux subissant la première phase de la mue imaginale, les larves réa-

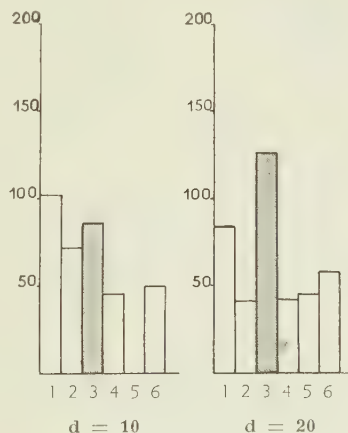


FIG. 5. — Réactivité des larves envers les nymphes subissant la 1^{re} phase de la mue imaginale.

En ordonnée : le nombre de passages effectués par les réacteurs.

En abscisse : les différentes zones de l'appareil.

3 : zone où se trouve le groupe stimulant.

d : densité du groupe stimulant.

gissent peu. La présence de 5 individus de ce type ne provoque pas de réponse caractérisée de la part du réacteur. Il faut un groupe stimulant de 10 sujets pour obtenir un résultat significatif au seuil de $P = 0,05$ ($t = 2,4$). La réactivité n'est pas proportionnelle à l'importance du groupe attractif (fig. 5).

TABLEAU 3

DENSITÉ DU GROUPE STIMULANT : MUE IMAGINALE (première phase)	5	10				20			
NOMBRE DE PASSAGES EFFECTUÉS PAR LES RÉACTEURS : LARVES	61	87				127			
VARIATION INTERINDIVIDUELLE		6	3	4	2	7	11	9	4
		6	6	3	4	3	5	8	3
		0	5	3	7	6	8	6	11
		7	7	5	3	3	3	10	6
		5	3	3	5	8	7	2	7
ECART-TYPE		1,9				2,75			
<i>t</i>	N. S.	2,4 ($P = .05$)				4,9 ($P = .01$)			

La réaction des larves, quoique faible à l'égard des nymphes dans la première phase de leur mue imaginale, reste cependant nettement positive (tableau 3).

b) *Deuxième phase.* — Les résultats sont très différents quand les nymphes atteignent la deuxième phase de la mue. Les réacteurs semblent alors complètement indifférents à leur présence et se comportent dans l'olfactomètre comme si celui-ci était vide. On ne note, en effet, que 42 passages des réacteurs au-dessus d'un groupe de 10 individus et 59 seulement au-dessus d'un groupe de 20.

4° *Réactivité à l'égard des imagos.* — On distinguera les ailés, qui sont des imagos non fonctionnels, et les reproducteurs, qui ont perdu leurs ailes après l'essaimage et qui ont fondé une colonie.

a) *RÉACTIVITÉ A L'ÉGARD DES IMAGOS AILÉS.* — Les résultats diffèrent beaucoup selon qu'on expérimente avec des ailés ayant accompli ou non leur vol nuptial.

1° *Avant le vol nuptial.* — La réactivité des larves à l'égard des ailés pris avant l'essaimage est très faible (fig. 6). Il ne faut pas moins de 20 ♂ ou de 20 ♀ pour déceler une réactivité (tableau 4). Le résultat obtenu est significatif au seuil de $P = .10$ pour les ♂ ($t = 1,8$), et de $P = .05$ pour les ♀ ($t = 2,47$). Si l'on expérimente sur des couples et

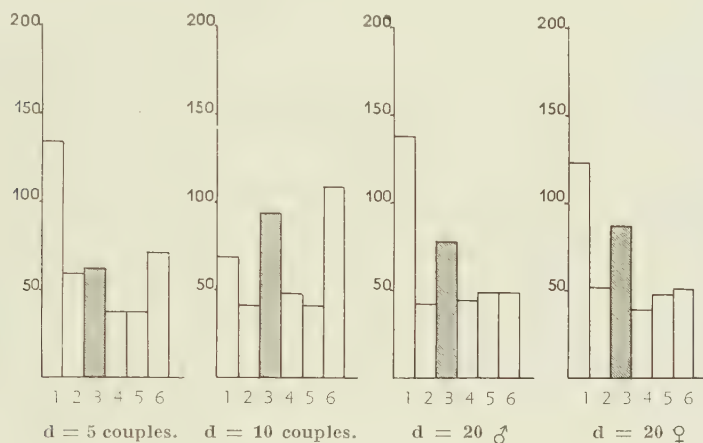


FIG. 6. — Réactivité des larves envers les imagos ailés avant le vol nuptial.

En ordonnée : le nombre de passages effectués par les réacteurs.

En abscisse : les différentes zones de l'appareil.

3 : zone où se trouve le groupe stimulant.

d : densité du groupe stimulant.

non sur chaque sexe séparément, on constate qu'il faut 10 couples, soit 20 individus, pour obtenir une réactivité nette ($t = 1,9$).

Il semble donc que les larves soient aussi peu attirées par les ailés ♂ que par les ailés ♀; cependant, les résultats sont plus significatifs à l'égard de ces derniers (tableau 4). La réactivité envers les couples reste du même ordre qu'envers l'un quelconque des sexes. Le couple ne paraît donc pas constituer un stimulus olfactif distinct. On peut donc dire qu'avant l'essaimage, le comportement des larves à l'égard des imagos ailés est indifférent à la nature du sexe.

TABLEAU 4

DENSITÉ DU GROUPE STIMULANT : AILÉS AVANT LE VOL	5		10		15		5 couples
	♂	♀	♂	♀	♂	♀	
NOMBRE DE PASSAGES EFFECTUÉS PAR LES RÉACTEURS : LARVES	60	58	62	63	68	71	61

TABLEAU 4 (suite)

DENSITÉ DU GROUPE STIMULANT :	20								10 couples			
	♂				♀							
NOMBRE DE PASSAGES EFFECTUÉS PAR LES RÉACTEURS : LARVES	78				87				92			
VARIATION INTERINDIVIDUELLE	3	6	2	5	2	4	3	3	3	7	2	1
	4	3	5	3	6	8	5	6	9	6	2	5
	3	4	3	2	4	2	2	3	3	5	8	1
	5	3	7	4	6	3	7	3	8	5	4	12
	3	5	6	2	3	7	5	5	2	3	2	4
ECART-TYPE	1,41				1,84				2,96			
<i>t</i>	1,8 (P = .10)				2,47 (P = .05)				1,9 (P = .10)			

2° *Après le vol nuptial*. — Rappelons que la difficulté d'assister à un vol nuptial et la nécessité de travailler sur du matériel frais nous ont contraints à limiter le nombre des expériences.

Quand les ailés ont effectué leur essaimage, la réactivité des larves à leur égard est profondément modifiée. On observe alors que, quel que soit son sexe, un seul individu suffit pour induire une réaction fortement caractérisée (fig. 7 et 8) dont le *t*, pour 19 degrés de liberté, est toujours supérieur à 2,86. Tous les résultats sont donc significatifs au seuil de $P = .01$ (tableaux 5 et 6).

La réactivité croît linéairement avec l'importance du groupe attractif. Ce fait est confirmé par l'existence d'un indice significatif de com-

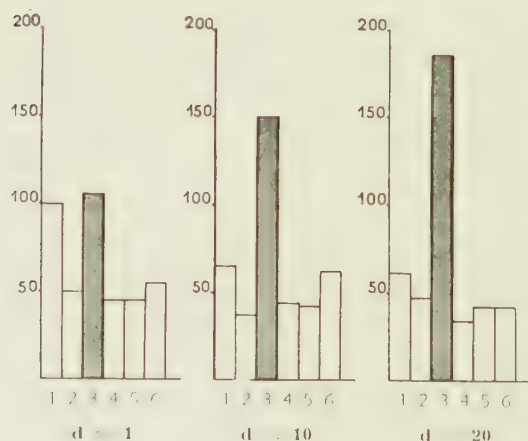


FIG. 7.

Réactivité des larves
envers les imagos ailés ♂
après le vol nuptial.

En ordonnée : le nombre de passages effectués par les réacteurs.

En abscisse : les différentes zones de l'appareil.

3 : zone où se trouve le groupe stimulant.

d : densité du groupe stimulant.

paraison linéaire : $F = 12,21$ pour les mâles et $F = 8,5$ pour les femelles. L'analyse de la variance intergroupe donne, pour 2 et 57 degrés de liberté, un indice significatif $F = 6,82$ pour les mâles et

FIG. 8.

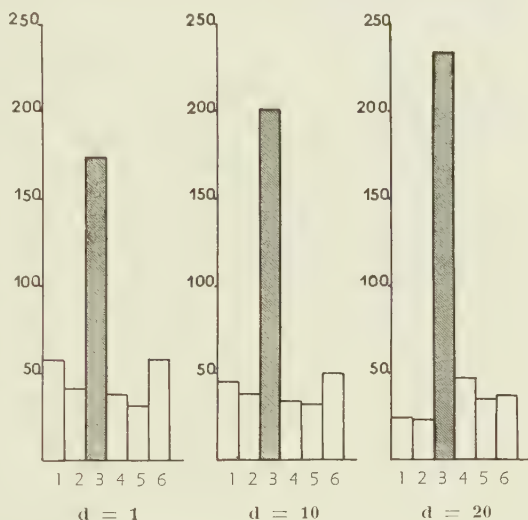
*Réactivité des larves
envers les imagos ailés ♀
après le vol nuptial.*

En ordonnée : le nombre de passages effectués par les réacteurs.

En abscisse : les différentes zones de l'appareil.

3 : zone où se trouve le groupe stimulant.

d : densité du groupe stimulant.



$F = 4,26$ pour les femelles, qui montre une bonne discrimination entre les différents groupements attractifs. On note, d'autre part, que la réactivité est constamment plus forte à l'égard des femelles (la différence est significative au seuil de $P = .02$).

TABLEAU 5

DENSITÉ DU GROUPE STIMULANT : AILÉS ♂ APRÈS LE VOL	1 ♂	10 ♂	20 ♂
NOMBRE DE PASSAGES EFFECTUÉS PAR LES RÉACTEURS : LARVES	106	150	185
VARIATION INTERINDIVIDUELLE	4 3 7 8 4 7 3 9 3 6 5 3 3 9 6 5 4 11 2 4	12 3 11 8 6 7 9 10 8 3 6 3 3 10 12 6 9 8 7 9	10 8 15 3 10 17 6 13 1 14 12 3 16 5 10 10 8 5 8 11
ECART-TYPE	2,49	2,89	4,5
t	3,5 (P = .01)	6,4 (P = .01)	5,9 (P = .01)

TABLEAU 6

DENSITÉ DU GROUPE STIMULANT : AILÉS ♀ APRÈS LE VOL	1 ♀				10 ♀				20 ♀			
NOMBRE DE PASSAGES EFFECTUÉS PAR LES RÉACTEURS : LARVES	174				201				234			
VARIATION INTERINDIVIDUELLE	5	10	6	14	12	14	10	9	12	16	15	7
	12	5	12	9	9	9	8	15	13	7	9	12
	8	13	8	3	11	13	8	3	15	11	13	15
	11	9	3	11	7	9	15	6	19	7	11	9
	12	5	10	8	8	8	14	13	10	10	12	11
ECART-TYPE	3,3				3,23				3,2			
<i>t</i>	7,19 (P = .01)				8,94 (P = .01)				11,62 (P = .01)			

b) RÉACTIVITÉ A L'ÉGARD DES IMAGOS REPRODUCTEURS. — Les imagos utilisés proviennent de colonies fondées au laboratoire depuis environ une année. L'étude de la réactivité des larves à l'égard des sexués imaginaires donne des résultats assez surprenants. On vient de voir qu'à l'égard de l'imago non fonctionnel ayant accompli son vol nuptial, la réactivité est très forte. Un an plus tard, alors que l'animal est entré en fonction et qu'il possède une descendance de 10 à 50 sujets, la larve semble très peu réactive à son égard. Les mâles ne semblent pas exercer de stimulation sur les réacteurs, et les résultats obtenus ne sont pas significatifs (tableau 7).

TABLEAU 7

DENSITÉ DU GROUPE STIMULANT : IMAGOS ♂	1 ♂				10 ♂				15 ♂			
NOMBRE DE PASSAGES EFFECTUÉS PAR LES RÉACTEURS : LARVES	56				63				59			

Envers les femelles, la réactivité, peu caractérisée à l'égard d'un seul individu, n'est significative qu'au seuil de $P = .10$ ($t = 1,79$). Elle n'augmente pas proportionnellement à l'importance du groupe stimulant (fig. 9, tableau 8).

FIG. 9.

*Réactivité des larves
envers les imagos reproducteurs.*

En ordonnée : le nombre de passages effectués par les réacteurs.

En abscisse : les différentes zones de l'appareil.

3 : zone où se trouve le groupe stimulant.

d : densité du groupe stimulant.

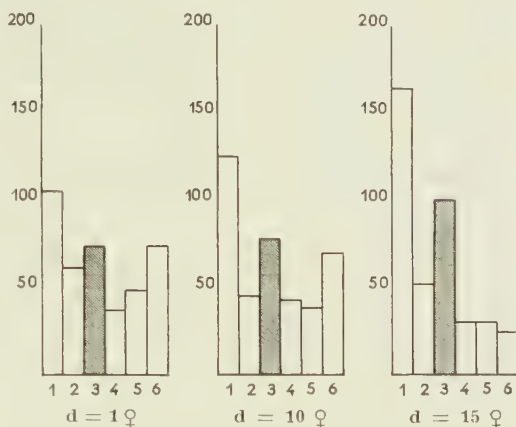


TABLEAU 8

DENSITÉ DU GROUPE STIMULANT : IMAGOS ♀	1 ♀	10 ♀	15 ♀
NOMBRE DE PASSAGES EFFECTUÉS PAR LES RÉACTEURS : LARVES	74	78	100
VARIATION INTERINDIVIDUELLE	3 5 3 4 4 3 2 4 3 5 4 4 5 5 4 2 3 3 4 4	4 3 3 5 5 5 3 6 3 4 3 2 5 4 3 2 5 3 4 3	4 2 3 5 2 1 5 5 3 11 3 7 5 16 7 4 7 3 5 2
ECART-TYPE	0,92	1,07	3,46
t	1,79 (P = .10)	2,3 (P = .05)	2,15 (P = .05)

Ces résultats montrent :

— d'une part, que les larves réagissent beaucoup moins à la présence des imagos fonctionnels qu'à celle des représentants des autres castes;

— d'autre part, que, dans les conditions naturelles où il n'y a qu'un seul couple de sexués par colonie, elles réagissent davantage à la présence de la femelle qu'à celle du mâle.

5° *Réactivité à l'égard des reproducteurs néoténiques.* — Les néoténiques proviennent d'élevages datant de quatre mois. Comme à

l'égard des imagos, la larve âgée réagit peu envers les sexués néoténiques. On note, cependant, des différences sensibles :

— d'une part, envers les mâles, la réactivité est nette à l'égard d'un groupe de 10 individus (tableau 9), et le résultat est significatif au seuil de $P = .05$ ($t = 2,29$);

- d'autre part, les larves réagissent davantage à la présence des femelles néoténiques qu'à celle des imagos reproducteurs du même sexe (tableau 10).

Toutefois, il faut remarquer que, là encore, la réactivité, quoiqu'un peu plus forte envers les néoténiques, n'augmente pas en fonction de l'importance du groupe stimulant (fig. 10 et 11).

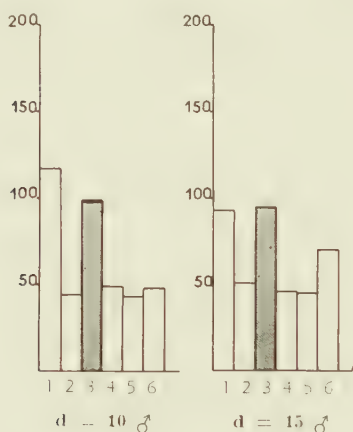


FIG. 10. — Réactivité des larves envers les reproducteurs néoténiques ♂.

En ordonnée : le nombre de passages effectués par les réacteurs.

En abscisse : les différentes zones de l'appareil.
3 : zone où se trouve le groupe stimulant.

d : densité du groupe stimulant.

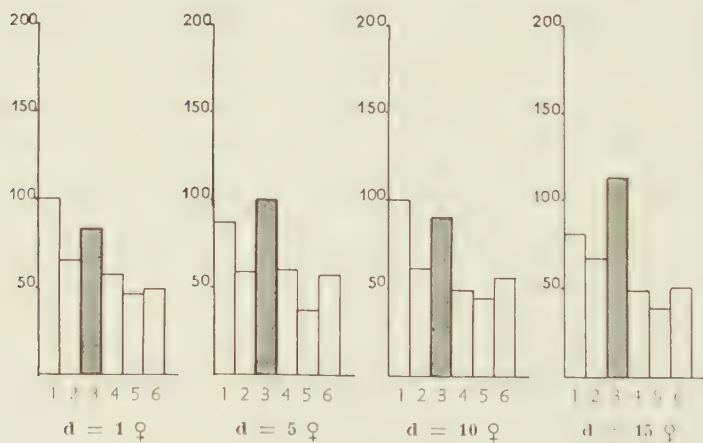


FIG. 11. — Réactivité des larves envers les reproducteurs néoténiques ♀

En ordonnée : le nombre de passages effectués par les réacteurs.

En abscisse : les différentes zones de l'appareil.

3 : zone où se trouve le groupe stimulant.

d : densité du groupe stimulant.

TABLEAU 9

DENSITÉ DU GROUPE STIMULANT : NÉOTÉNIQUES ♂	1 ♂	5 ♂	10 ♂	15 ♂
NOMBRE DE PASSAGES EFFECTUÉS PAR LES RÉACTEURS : LARVES	58	69	99	95
VARIATION INTERINDIVIDUELLE			5 5 4 9 3 3 3 5 3 3 1 1 3 5 12 4 12 9 3 6	3 3 7 3 2 3 9 6 5 10 8 4 4 1 5 3 5 3 6 5
ECART-TYPE			3,16	2,14
<i>t</i>	N. S.	N. S.	2,29 (P = .05)	3,07 (P = .01)

TABLEAU 10

DENSITÉ DU GROUPE STIMULANT : NÉOTÉNIQUES ♀	1 ♀	5 ♀	10 ♀	15 ♀
NOMBRE DE PASSAGES EFFECTUÉS PAR LES RÉACTEURS : LARVES	83	100	90	113
VARIATION INTERINDIVIDUELLE	4 2 6 2 6 4 4 7 4 3 3 5 4 5 6 3 2 3 7 3	3 9 2 4 6 7 5 2 6 7 3 4 7 4 7 4 5 5 3 7	12 5 6 6 2 8 9 2 2 2 4 1 5 4 3 6 2 5 4 2	7 6 6 4 9 7 4 6 7 4 6 3 9 4 3 5 11 4 2 6
ECART-TYPE	1,6	1,94	2,79	2,2
<i>t</i>	2,2 (P = .05)	3,84 (P = .01)	1,87 (P = .10)	4,7 (P = .01)

Ainsi, à l'égard d'un reproducteur, la larve réagit de la même manière, quel qu'en soit le type : imago ou néoténique. Les différences observées pour des groupes stimulants de 1, 10 ou 15 sujets semblent indiquer que le réacteur fait tout de même une discrimination entre les deux types de sexués. On note, en effet, qu'envers un groupe de

15 individus, le résultat est plus significatif s'il s'agit de néoténiques ($P = .01$) que s'il s'agit d'imagos ($P = .05$). Mais il est difficile de dire si cette discrimination est due à une différence d'âge entre les deux types.

les imagos utilisés sont âgés d'un an alors que les néoténiques n'ont que trois mois — ou au fait que les caractères larvaires du néoténique entraînent un comportement particulier des réacteurs à son égard.

6° Réactivité envers les soldats. — D'une manière générale, les larves réagissent peu à l'égard des soldats (tableau 11). Elles paraissent indifférentes à la présence d'un seul individu de cette caste, placé dans l'un des tubes de l'olfactomètre. Il faut un minimum de 15 soldats pour provoquer 102 passages des réacteurs, ce qui représente une réponse significative au seuil de $P = .05$ ($t = 2,45$). Quand on augmente l'importance du groupe stimulant, l'accroissement correspondant de la réactivité est peu marqué (fig. 12).

Ces résultats prouvent que les réacteurs larves ne font pas de discrimination entre les densités immédiatement voisines. La discrimination n'existe qu'entre les groupes de 5 et 15 ou de 10 et 20 individus.

B. — RÉACTIVITÉ DES LARVES AU COURS DE LA MUE

L'étude du comportement des larves au moment de la mue est assez délicate. Quand l'animal se prépare à muer, il vide progressivement son tube digestif. Son corps devient blanc laiteux et seuls les appendices buccaux restent fortement pigmentés. Cette phase préparatoire dure environ six jours, mais on ne dispose d'aucun repère pour apprécier le temps qui reste à l'animal avant de subir la mue. On comprend donc qu'il soit difficile, dans de telles conditions, d'observer l'évolution du comportement de l'individu au cours de cette phase. On ne peut pas, en effet, envisager une expérimentation trop fréquente avec le même sujet pendant six jours. L'animal risque d'être trop perturbé pour que les résultats obtenus gardent une signification. On se trouve donc dans l'obligation d'expérimenter avec des réacteurs dont on ne connaît pas la position par rapport à la mue; et c'est seulement en opérant sur un grand nombre d'insectes qu'on a pu observer, dans quelques cas, le comportement dans la période qui précède ou suit immédiatement l'exuviation.

Ce travail a été fait au Laboratoire Arago à Banyuls-sur-Mer (Pyrénées-Orientales) au cours de deux étés successifs, au début du mois de septembre. A cette époque, la mue imaginale est terminée et les mues larvaires se produisent en assez grande quantité.

L'expérimentation a été menée de la manière suivante : 20 larves de grande taille, en période de mue, sont soumises à l'épreuve deux fois par jour jusqu'au moment de l'exuviation. Leur réactivité est étudiée à l'égard d'un groupe stimulus de 20 sujets de la même caste.

TABLEAU 11

DENSITÉ DU GROUPE STIMULANT : SOLDATS	5	10	15	20
NOMBRE DE PASSAGES EFFECTUÉS PAR LES RÉACTEURS : LARVES	85	90	102	89
VARIATION INTERINDIVIDUELLE	2 3 2 4 6 7 4 1 2 3 10 14 2 3 3 5 2 1 6 5	2 3 3 3 2 3 12 8 3 3 9 3 0 3 10 2 7 3 5 6	9 3 12 4 1 5 2 6 4 3 1 6 4 15 7 5 5 3 4 3	4 2 3 3 2 2 4 5 6 1 6 5 2 10 5 5 3 12 6 3
ECART-TYPE	3,2	3.1	3,22	2,77
<i>t</i>	1,28 (N. S.)	1,68 (N. S.)	2,45 (P = .05)	1,8 (P = .10)

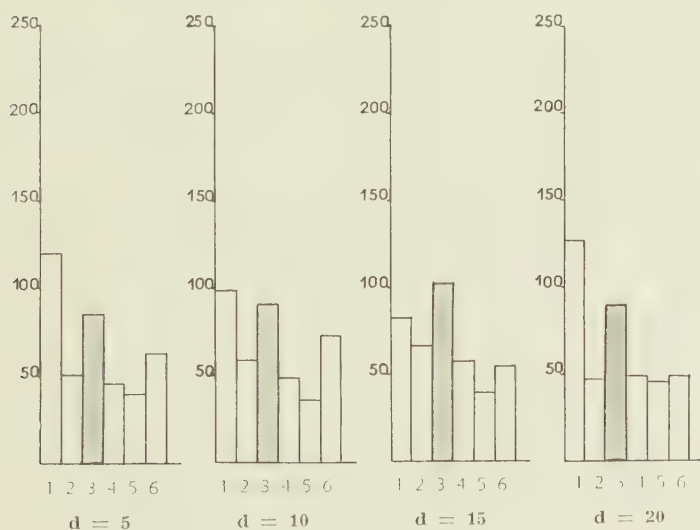


FIG. 12. — Réactivité des larves envers les soldats.

En ordonnée : le nombre de passages effectués par les réacteurs.
En abscisse : les différentes zones de l'appareil.

Les réacteurs sont isolés après expérimentation dans des tubes numérotés contenant du sable humide et du papier filtre. 80 sujets en période de mue ont été observés dans ces conditions. La plupart

d'entre eux ont mué pendant la nuit. Toutefois, dans 13 cas, nous avons pu assister au rejet de la cuticule et observer le comportement à ce moment précis (tableau 12) :

6 animaux (a à f) ont mué 1 à 2 heures après avoir subi le test. Leurs déplacements dans l'olfactomètre avaient été faibles ou, pour certains, nuls. On ne note, de ce fait, aucun passage au-dessus du groupe stimulant.

3 individus ont abandonné leur cuticule au moment de l'expérimentation. Le premier (g) a été placé dans l'appareil immédiatement après la fin de la mue. Ses déplacements, très faibles pendant les vingt premières minutes, sont devenus normaux ensuite. L'observation de cet animal, poursuivie pendant une heure, a permis de constater une nette réactivité. Le deuxième sujet (h), introduit dans l'olfactomètre au moment de l'exuviation, a mis vingt minutes pour se libérer. Il est resté immobile pendant quinze minutes environ, puis il a réagi normalement à la présence de ses semblables. Le dernier (i) a mué aussi au cours de l'expérimentation. Avant la mue, l'animal est resté quarante minutes sans bouger près de l'ouverture par laquelle il avait été introduit dans l'appareil. Cinq minutes environ après s'être débarrassé de son exuvie, l'insecte est venu se fixer au-dessus du tube contenant le groupe attractif où il est resté jusqu'à la fin de l'expérience. Ces 3 sujets ont été repérés 5 fois chacun au-dessus de la source attractive.

— Enfin, 4 larves s'étaient débarrassées de leur exuvie à des moments variant d'une demi-heure à deux heures avant l'expérience. Ces 4 sujets (j, k, l et m) se sont comportés normalement et ont

TABLEAU 12

Temps (en mn)	a	b	c	d	e	f	g	h	i	j	k	l	m
3	4	7	4	4	8	8	4	3	4	13	15	13	10
6	4	6	4	4	7	7	5	4	4	11	11	14	17
9	3	3	4	5	7	7	4	3	4	20	13	13	23
12	4	4	3	4	7	7	5	5	4	26	12	22	6
15	4	3	4	4	7	7	5	4	4	22	15	26	12
18	4	3	5	1	7	9	10	5	4	18	12	24	13
21	3	4	4	1	7	8	13	5	4	22	3	13	12
24	4	4	3	1	7	9	12	5	4	1	11	12	18
27	4	4	4	1	7	8	14	8	4	13	22	12	10
30	4	4	4	1	7	8	8	8	4	12	23	2	17
33	3	4	3	1	7	8	8	8	4	3	8	3	17
36	4	4	5	1	7	8	15	8	4	8	22	1	13
39	4	4	8	1	7	8	17	9	4	12	26	14	12
42	4	4	10	1	7	8	23	7	4	6	12	17	1
45	4	4	9	1	7	8	19	8	2	8	13	13	5
48	4	4	10	1	7	8	11	11	12	7	20	9	16
51	3	4	3	1	7	8	5	13	12	14	4	13	12
54	4	4	5	2	7	7	7	13	13	12	12	26	11
57	3	6	18	3	4	10	18	14	12	5	6	16	3
60	4	6	20	4	4	7	16	12	12	6	26	29	11
	0	0	0	0	0	0	5	5	5	7	8	9	8

manifesté une nette réactivité caractérisée par 7, 8 et 9 passages au-dessus du stimulus.

Il semble donc que la larve en mue soit sensible à l'odeur de ses semblables : ce fait est visible tant qu'elle peut se mouvoir. Mais il est impossible de dire si elle continue à les percevoir quand la proximité de l'exuviation la contraint à l'immobilité.

RÉSUMÉ (table A).

1° *La réactivité des larves en période d'intermue est (fig. 13) :*

— très forte envers leurs semblables de la même caste puisqu'elle se manifeste déjà pour un seul individu et se traduit par un grand nombre de passage des réacteurs au-dessus du groupe stimulant;

— beaucoup moins forte en présence des nymphes du dernier stade. En effet, elle diminue presque de moitié par rapport aux résultats précédents pour un groupe attractif de 5 individus. Elle diminue encore à l'égard des nymphes traversant la

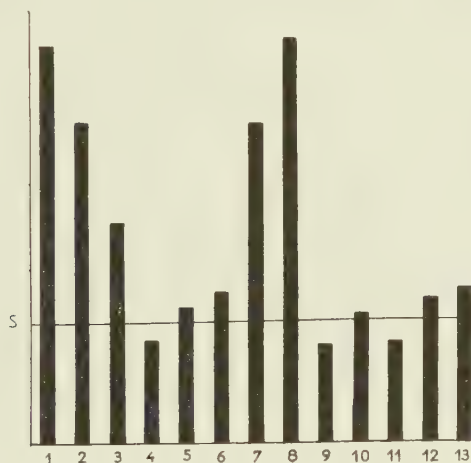


FIG. 13. — Réactivité des larves en période d'intermue à l'égard des différentes castes.

En abscisse : réactivité envers les différentes castes.

1. envers les larves.
2. envers les nymphes.
3. envers les nymphes en mue : 1^{re} phase.
4. envers les nymphes en mue : 2^e phase.
5. envers les imagos ailés ♂ } avant le vol.
6. envers les imagos ailés ♀ } avant le vol.
7. envers les imagos ailés ♂ } après le vol.
8. envers les imagos ailés ♀ } après le vol.
9. envers les imagos reproducteurs ♂.
10. envers les imagos reproducteurs ♀.
11. envers les reproducteurs néoténiques ♂.
12. envers les reproducteurs néoténiques ♀.
13. envers les soldats.

S : ligne séparant les résultats significatifs (au-dessus) des non significatifs (au-dessous).

TABLE A
RÉACTIVITÉ DES LARVES EN PÉRIODE D'INTERMUE

GROUPE STIMULANT												
DENSITÉ DU STIMULUS	N. EN MUE			AILÉS			SEXUÉS			S		
	L	N7	1	2	Avant le vol		Après le vol	Imagos			Néoténiques	
					♂	♀		Couple	♂			♀
1	86 P = .05						106 P = .01	174 P = .01	56 N. S.	74 P = .10	58 N. S.	83 P = .05
5	142 P = .01	82 P = .10	61 N. S.		58 N. S.						69 N. S.	100 P = .01
10	183 P = .01	115 P = .01	87 P = .05	42 N. S.	62 N. S.	63 N. S.	150 P = .01	201 P = .01	63 N. S.	78 P = .05	99 P = .05	90 P = .10
15	168 P = .01	154 P = .01			68 N. S.	71 N. S.			59 N. S.	100 P = .05	95 P = .01	113 P = .01
20	229 P = .01	186 P = .01	127 P = .01	59 N. S.	78 P = .10	87 P = .05	92 P = .10	185 P = .01	234 P = .01			89 P = .10

L = larves. — N7 = nymphes à longs fourreaux alaires. — Nymphes en mue: 1 = première phase; 2 = deuxième phase. — S = soldats. — N. S. = non significatif.

première phase de la mue imaginale et devient nulle envers les individus de la deuxième phase;

— très faible envers les ailés appartenant encore à la colonie. Elle augmente brutalement à l'égard de ceux qui ont accompli leur vol nuptial, pour retomber à un faible niveau à l'égard des sexués fonctionnels âgés d'un an;

— encore très faible en présence des néoténiques, pour lesquels on obtient des résultats comparables à ceux enregistrés avec les imagos;

— faible aussi quand elle concerne les soldats, elle semble se rapprocher de la réactivité manifestée envers les femelles néoténiques.

Enfin, la réactivité des larves varie linéairement avec l'importance du groupe attractif.

2° *En période de mue, l'individu montre, par sa réactivité, qu'il reste sensible à l'odeur de ses semblables.* Il est impossible de dire s'il continue à les percevoir quand la proximité de l'exuviation le contraint à l'immobilité.

2° Réactivité des nymphes.

Les individus à courts fourreaux alaires, appartenant en général au premier stade nymphal, manifestent une réactivité qui présente beaucoup d'analogie avec celle, précédemment décrite, des larves. Il

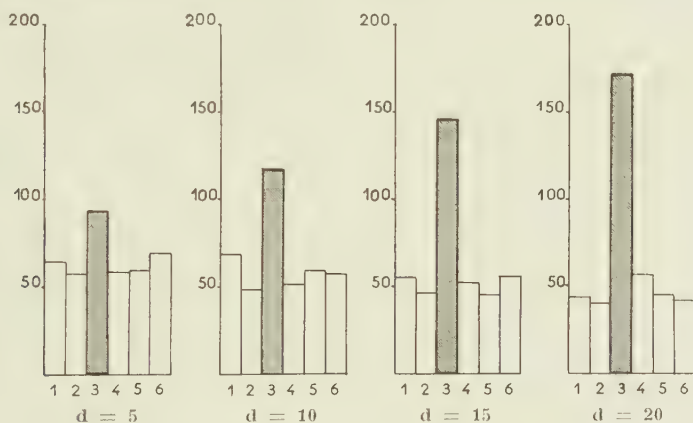


FIG. 14. — Réactivité des nymphes à courts fourreaux alaires envers les nymphes du dernier stade.

En ordonnée : le nombre de passages effectués par les réacteurs.

En abscisse : les différentes zones de l'appareil.

est donc inutile de reprendre en détail l'observation du comportement des nymphes de ce type à l'égard des différentes castes. On ne ferait que répéter approximativement ce qui a déjà été dit à propos des larves. Un seul exemple suffira pour montrer cette similitude.

On a vu, dans le paragraphe précédent, que les larves réagissent fortement à la présence des nymphes du dernier stade (fig. 4). Dans des conditions identiques, les nymphes à courts fourreaux alaires se comportent de façon semblable (fig. 14 et 4). La comparaison des résultats figurant au tableau 13 le démontre sans équivoque.

L'analyse de la variance intergroupe donne, pour 3 et 76 degrés de liberté, un indice de Snédecor $F = 4,3$, significatif au seuil de $P = .01$. La comparaison linéaire donne un indice $F = 12,9$, hautement significatif. Ainsi, à l'instar des larves, les nymphes à courts fourreaux : d'une part discriminent très bien les différents types de groupement :

TABLEAU 13

DENSITÉ DU GROUPE STIMULANT : NYPHES	5	10	15	20
NOMBRE DE PASSAGES EFFECTUÉS PAR LES RÉACTEURS :				
Larves	82	115	154	186
Nymphes (Nc)	93	117	146	172
VARIATION INTERINDIVIDUELLE DES NYPHES (Nc)	4 4 1 3 6 8 5 2 6 4 3 4 5 12 5 5 2 6 5 3	9 2 6 3 4 6 4 7 5 4 3 8 7 15 8 12 1 3 6 4	8 3 5 7 7 2 1 5 4 8 12 3 14 12 11 17 6 11 7 3	4 6 3 11 14 9 10 3 8 11 3 5 6 7 16 12 12 16 11 5
ECART-TYPE :				
Larves	1,53	3,66	3,97	3,09
Nymphes (Nc)	2,43	3,4	4,34	3,06
<i>t</i>				
Larves	1,83 (P = .10)	2,95 (P = .01)	4,92 (P = .01)	8,62 (P = .01)
Nymphes (Nc)	2,42 (P = .05)	3,31 (P = .01)	4,08 (P = .01)	7,69 (P = .01)

Nc = nymphes à courts fourreaux alaires.

d'autre part réagissent en fonction de l'importance de la source attractive.

Les nymphes à longs fourreaux alaires, au contraire, se distinguent nettement des larves dans leurs relations sociales. Il est donc intéressant d'étudier leur mode de réaction en présence d'individus appartenant aux différentes castes.

A. — RÉACTIVITÉ DES NYPHES DU DERNIER STADE AU COURS DES INTERMUES

1° Réactivité à l'égard des larves. — L'expérimentation montre que le seuil de réactivité des nymphes du dernier stade est plus élevé que celui des larves, ce qui se traduit par un certain nombre de constatations.

D'une part, ce type de réacteur semble complètement indifférent à la présence d'un seul animal : il parcourt l'olfactomètre comme si celui-ci était vide.

D'autre part, la comparaison avec les larves montre une nette diminution du nombre des passages des nymphes au-dessus du groupe stimulant; dans chaque classe de densité de population, les valeurs restent constamment inférieures. Les résultats obtenus sont significativement différents de ceux qui ont été enregistrés avec les larves. Ainsi, avec une source attractive composée de 5 individus, les 20 sujets soumis au test ont été repérés 102 fois au-dessus du stimulus au cours d'une heure d'observation. Dans les mêmes conditions, les individus larvaires ont fait 142 passages.

Enfin, on notera que les valeurs mesurant l'activité des réacteurs sont plus dispersées chez les larves, où elles vont de 86 à 228, que chez les nymphes, où elles se situent entre 102 et 207.

Le tableau 14 groupant les résultats obtenus avec les larves et les nymphes illustre bien la différence de seuil de réactivité existant entre ces deux castes.

TABLEAU 14

DENSITÉ DU GROUPE STIMULANT : LARVES	1	5	10	15	20
NOMBRE DE PASSAGES EFFECTUÉS PAR LES RÉACTEURS :					
Larves	86	142	183	170	228
Nymphes (N7) .		102	111	161	207
VARIATION INTER- INDIVIDUELLE DES NYMPHES (N7)		12 3 10 6 10 5 6 3 4 3 1 2 5 4 4 3 6 2 8 6	4 4 6 1 9 6 6 10 7 5 6 11 4 3 9 5 4 3 3 5	15 6 4 8 5 11 5 3 5 1 11 4 8 16 16 12 15 6 3 7	16 13 1 5 9 7 4 5 12 19 6 9 7 13 7 11 20 18 16 8
ECART-TYPE :					
Larves	1,9	3,68	3,15	4,38	3,77
Nymphes (N7) .		2,94	2,56	4,73	5,4
<i>t</i>					
Larves	2,27 (P = .05)	4,5 (P = .01)	8,2 (P = .01)	5,1 (P = .01)	9,62 (P = .01)
Nymphes (N7) .	N. S.	2,69 (P = .02)	3,83 (P = .01)	4,47 (P = .01)	5,35 (P = .01)

N7 = nymphes du dernier stade à longs fourreaux alaires.

On constate aussi que l'augmentation de l'importance du groupe attractif entraîne un accroissement corrélatif du nombre de passages des sujets au-dessus de leurs semblables. On voit également que, si les larves ne font pas de discrimination entre les groupements de 10 et 15 individus, pour les nymphes, l'absence de réaction différentielle concerne les lots de 5 et 10 sujets (fig. 15).

L'analyse de la variance intergroupe donne, pour 3 et 76 degrés de liberté, un F de Snédecor de 6,92, très significatif, qui indique une

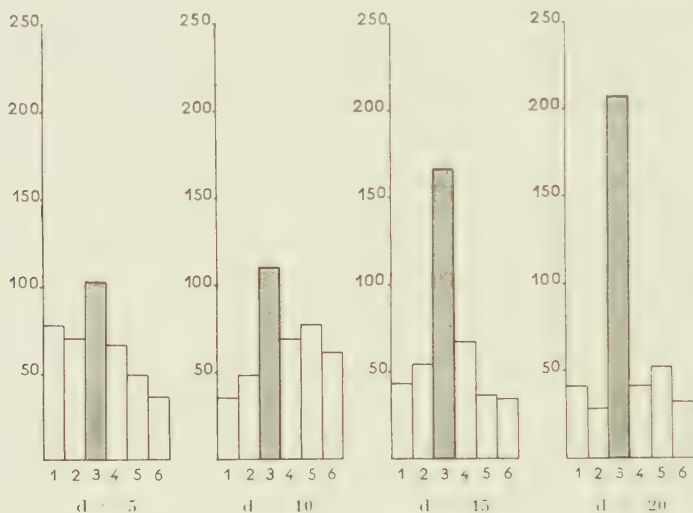


Fig. 15. — Réactivité des nymphes du dernier stade envers les larves.

En ordonnée : le nombre de passages effectués par les réacteurs.

En abscisse : les différentes zones de l'appareil.

nette discrimination entre les différents types de groupement. La comparaison linéaire donne un indice $F = 19,5$, hautement significatif, qui confirme le rapport étroit existant entre la réactivité des animaux soumis à l'expérimentation et la densité du groupe attractif.

2° Réactivité à l'égard des nymphes. — En présence des nymphes du dernier stade, les individus du même type manifestent une réactivité nettement positive. Mais leur comportement est très différent de celui des larves. Ces dernières, qui ont un seuil de réactivité assez bas, perçoivent nettement les différences de densité du groupe stimulant, au point que le nombre des passages varie linéairement avec la densité du groupe attractif. Chez les nymphes, la discrimination entre groupements de population numériquement variés est beaucoup moins rigoureuse. Les réacteurs de ce stade ne font pas plus de distinction entre les lots de 5 et 10 individus, qu'entre ceux de 15 et 20 sujets. La variation de la réactivité en fonction de la densité croissante du groupe stimulus n'est donc pas linéaire (fig. 16).

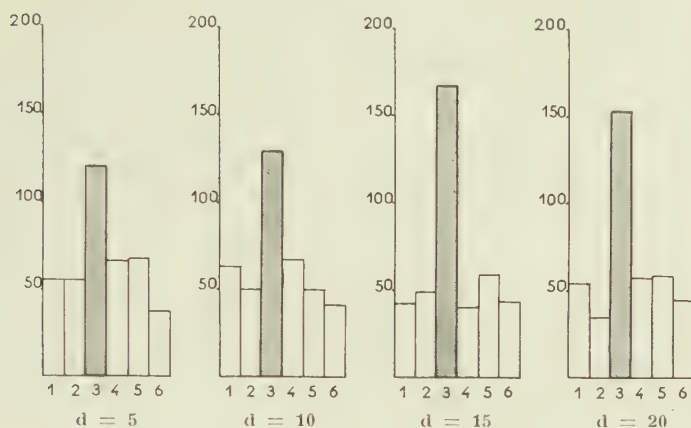


FIG. 16. — Réactivité des nymphes du dernier stade envers leurs semblables du même stade.

En ordonnée : le nombre de passages effectués par les réacteurs.

En abscisse : les différentes zones de l'appareil.

TABLEAU 15

DENSITÉ DU GROUPE STIMULANT : N7	5	10	15	20
NOMBRE DE PASSAGES EFFECTUÉS PAR LES RÉACTEURS :				
Larves	82	115	154	186
Nymphes (N7)	120	129	167	153
VARIATION INTERINDIVIDUELLE DES NYMPHES (N7)	6 6 12 2 7 4 7 3 2 11 9 6 2 8 0 5 6 16 5 3	5 11 6 4 3 5 4 2 7 5 6 14 5 7 6 11 4 8 5 11	2 6 6 5 4 8 15 11 5 17 14 5 12 11 10 2 6 15 9 7	3 5 15 13 4 5 3 6 4 7 4 4 10 6 13 3 13 19 5 11
ECART-TYPE :				
Larves	1,53	3,66	3,97	3,09
Nymphes (N7)	3,86	3,12	4,45	3,72
<i>t</i>				
Larves	1,83 (P = .10)	2,95 (P = .01)	4,92 (P = .01)	8,62 (P = .01)
Nymphes (N7)	3,09 (P = .01)	4,51 (P = .01)	5,04 (P = .01)	5,19 (P = .01)

N7 = nymphes à longs fourreaux alaires.

La comparaison des résultats obtenus avec des larves et des nymphes soumises à l'expérimentation dans les mêmes conditions (tableau 15) appelle d'autres remarques. On constate que la réacti-

tivité des nymphes est plus forte que celle des larves à l'égard d'un groupe attractif de 5 individus. Elle lui est identique pour les densités de groupement de 10 et 15 sujets. Elle lui est inférieure quand la source stimulante est composée de 20 animaux. On voit aussi qu'à l'égard des nymphes, comme envers les larves, le nombre des réponses est plus étalé chez les sujets larvaires, où il varie de 82 à 186 (différence 104), que chez les individus à longs fourreaux alaires, où il se situe entre 120 et 153, ce qui donne un écart de 33 seulement.

3° Réactivité à l'égard des nymphes en période de mue imaginale.

-- Si les larves réagissent peu envers les individus se trouvant dans la première phase de la mue imaginale, les nymphes du dernier stade manifestent une réactivité plus faible encore. Il faut un groupe attrac-

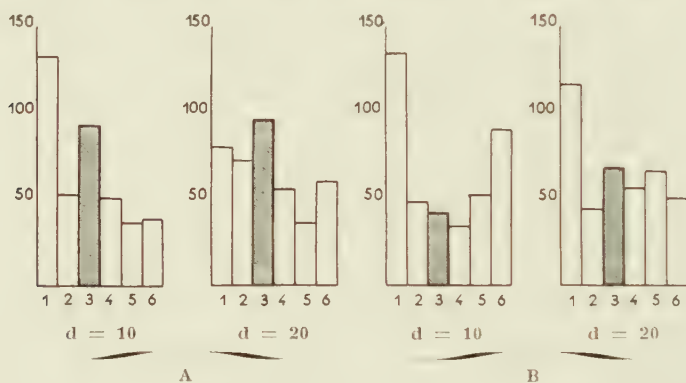


FIG. 17. — Réactivité des nymphes du dernier stade envers les sujets en mue imaginale.

En ordonnée : le nombre de passages effectués par les réacteurs.

En abscisse : les différentes zones de l'appareil.

A : réactivité envers les sujets en 1^{re} phase de la mue.

B : réactivité envers les sujets en 2^e phase de la mue.

tif de 10 sujets pour que la réponse soit significative au seuil de $P = .10$ ($t = 1,9$). La réactivité augmente peu quand on accroît l'importance de la source stimulante (fig. 17).

En présence des sujets traversant la deuxième phase de la mue imaginale, le comportement des nymphes à longs fourreaux alaires n'est pas différent de celui des larves. Les réacteurs parcourent l'appareil sans manifester la moindre réaction à l'égard de leurs semblables (tableau 16).

4° Réactivité à l'égard des imagos. a) RÉACTIVITÉ ENVERS LES

IMAGOS AILÉS. -- L'étude de la réactivité des nymphes du dernier stade, tant à l'égard des ailés encore groupés dans la termitière qu'envers les individus qui ont accompli leur vol nuptial, donne des résultats comparables à ceux qui ont été obtenus avec les larves.

TABLEAU 16

DENSITÉ DU GROUPE STIMULANT : NYMPHES EN MUE	10		20	
	1 ^{re} phase.	2 ^e phase.	1 ^{re} phase.	2 ^e phase.
NOMBRE DE PASSAGES EFFECTUÉS PAR LES RÉACTEURS : N7	46	21	48	34
VARIATION INTERINDIVIDUELLE	4 3 7 3 3 5 2 4 8 7	2 2 2 2 3 2 1 2 2 3	3 5 4 3 8 3 3 8 6 5	3 4 2 3 4 3 3 5 4 3
ECART-TYPE	2,06	0,56	1,98	0,26
<i>t</i>	1,9 (P = .10)	0 (N. S.)	2,93 (P = .05)	1,2 (N. S.)

Les nombres figurant au tableau 16 résultent d'expériences faites avec 10 réacteurs seulement.

1° *Avant le vol nuptial.* — La réactivité des larves à l'égard des ailés est faiblement positive; elle est nulle chez les nymphes qui restent indifférentes à la présence de 20 individus dans l'olfactomètre. Les expériences portant sur les couples d'ailés ne donnent pas des valeurs différentes de celles qui portent sur les mâles ou les femelles séparément. Aucun des résultats figurant au tableau 17 n'est significatif.

TABLEAU 17

DENSITÉ DU GROUPE STIMULANT : AILÉS AVANT LE VOL NUPTIAL	5		10		15		20		5 couples	10 couples
	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀		
NOMBRE DE PASSAGES EFFECTUÉS PAR LES RÉACTEURS : N7	57	54	55	58	58	62	64	59	61	65

N7 = nymphes à longs fourreaux alaires.

2° *Après le vol nuptial.* — Le comportement des nymphes envers les individus qui ont essaimé est très différent. La réactivité devient nettement positive :

— D'une part, la nymphe est sensible à l'odeur d'un unique indi-

vidu. Sa réaction augmente avec l'accroissement du stimulus (fig. 18), ce que confirme, de manière très significative, l'indice de comparaison linéaire $F = 23,5$ pour les mâles et 26 pour les femelles.

D'autre part, elle discrimine très bien entre les différentes den-

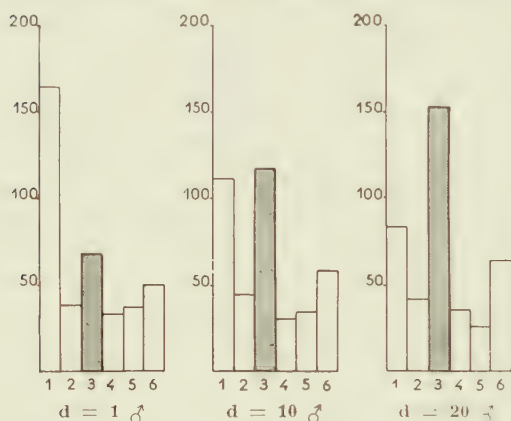


FIG. 18.

Réactivité des nymphes du dernier stade envers les imagos ailés ♂ après le vol.

En ordonnée : le nombre de passages effectués par les réacteurs.

En abscisse : les différentes zones de l'appareil.

3 : zone où se trouve le groupe stimulant.

d : densité du groupe stimulant.

sités de groupement. Les indices de comparaison intergroupe $F = 11,8$ pour les mâles et $F = 13,5$ pour les femelles, sont hautement significatifs.

Enfin, à l'instar des larves, les nymphes réagissent différemment à l'égard des individus de chaque sexe.

On notera que l'étalement des réponses diffère aussi selon le sexe des sujets servant de stimulus. Cet étalement est identique chez les larves et chez les nymphes dans leur réactivité à l'égard des mâles. Le nombre des passages varie en effet :

— de 106 à 185 pour les premiers, soit un écart de 79 (tableau 5) ;

FIG. 19.

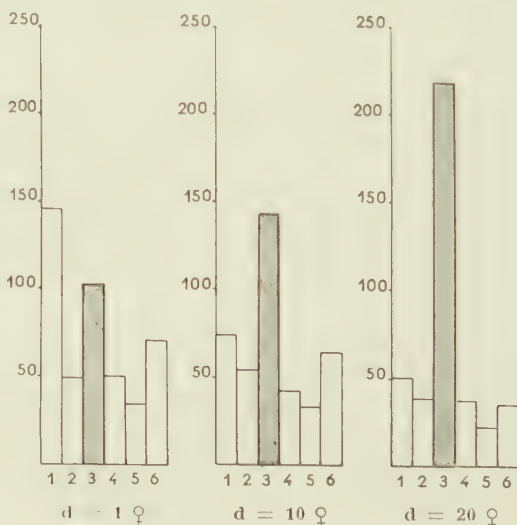
Réactivité des nymphes du dernier stade envers les imagos ailés ♀ après le vol.

En ordonnée : le nombre de passages effectués par les réacteurs.

En abscisse : les différentes zones de l'appareil.

3 : zone où se trouve le groupe stimulant.

d : densité du groupe stimulant.



— de 68 à 152 pour les seconds, soit un écart de 84 (tableau 18).

La différence entre ces écarts n'est pas significative.

A l'égard des femelles (fig. 19), les résultats donnés par les nymphes

TABLEAU 18

DENSITÉ DU GROUPE STIMULANT : AILÉS ♂ APRÈS LE VOL	1 ♂	10 ♂	20 ♂
NOMBRE DE PASSAGES EFFECTUÉS PAR LES RÉACTEURS : N7	68	117	152
VARIATION INTERINDIVIDUELLE	4 7 2 6 3 2 3 2 2 1 3 4 3 6 5 4 5 3 0 3	4 9 5 7 3 4 8 3 7 6 3 10 11 6 3 6 5 3 6 8	8 4 8 15 7 3 6 6 16 4 3 9 13 8 10 6 4 10 7 5
ECART-TYPE	1,74	2,45	3,7
<i>t</i>	0,17 (N. S.)	4,59 (P = .01)	5,1 (P = .01)

N7 = nymphes à longs fourreaux alaires.

TABLEAU 19

DENSITÉ DU GROUPE STIMULANT : AILÉS ♀ APRÈS LE VOL	1 ♀	10 ♀	20 ♀
NOMBRE DE PASSAGES EFFECTUÉS PAR LES RÉACTEURS : N7	102	143	218
VARIATION INTERINDIVIDUELLE	4 1 3 2 3 4 5 6 2 7 8 1 13 6 5 8 3 8 7 6	3 8 11 9 5 2 6 14 12 7 3 6 7 3 7 7 9 11 10 3	11 18 12 7 14 2 8 3 11 15 9 12 8 11 16 14 15 6 11 15
ECART-TYPE	2,95	3,39	4,29
<i>t</i>	2,68 (P = .02)	5,03 (P = .01)	7,88 (P = .01)

N7 = nymphes à longs fourreaux alaires.

sont plus étalés que ceux des larves. On observe pour les premières un écart de 116 : variation de 102 à 218 (tableau 19), alors que chez les secondes, la différence entre les valeurs extrêmes : 174 et 234, n'atteint que 60 (tableau 6).

Enfin, on remarquera que la réactivité des larves et des nymphes est faible ou nulle à l'égard des ailés avant leur départ de la colonie. Elle est nettement positive envers les animaux qui ont effectué leur vol nuptial.

b) RÉACTIVITÉ A L'ÉGARD DES IMAGOS REPRODUCTEURS (fig. 20). — Les imagos utilisés dans cette expérimentation ont été élevés au laboratoire dans les conditions précédemment décrites. Le comportement

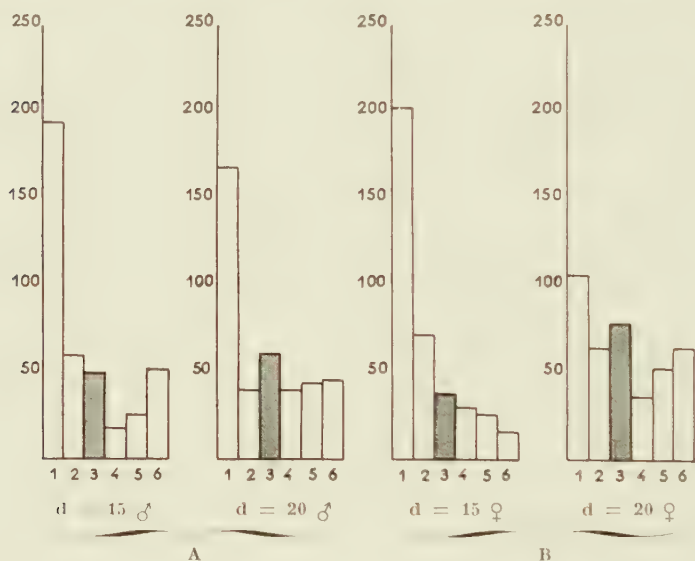


FIG. 20. — Réactivité des nymphes du dernier stade envers les imagos reproducteurs.

En ordonnée : le nombre de passages effectués par les réacteurs.

En abscisse : les différentes zones de l'appareil.

A : réactivité envers les ♂.

B : réactivité envers les ♀.

3 : zone où se trouve le groupe stimulant.

d : densité du groupe stimulant.

des nymphes à leur égard semble indiquer une indifférence complète, sauf envers un groupe de 20 femelles pour lequel on obtient un résultat significatif au seuil de $P = .05$ (tableau 20). On peut donc penser que, dans les conditions normales où il n'y a qu'un seul couple de reproducteurs par colonie, les nymphes à longs fourreaux alaires ne réagissent pas, du moins à distance, à la présence du mâle ou de la femelle.

TABLEAU 20

DENSITÉ DU GROUPE STIMULANT : IMAGOS REPRODUCTEURS	15		20	
	♂	♀	♂	♀
NOMBRE DE PASSAGES EFFECTUÉS PAR LES RÉACTEURS : N7	25	19	32	39
VARIATION INTERINDIVIDUELLE	5 1 1 1 4 1 2 4 3 4	2 1 2 4 2 0 4 3 1 0	3 4 2 3 3 3 3 5 4 2	4 4 5 4 3 3 3 5 4 4
ECART-TYPE	1,54	1,4	0,91	0,73
<i>t</i>	N. S.	N. S.	N. S.	2,4 (P = .05)

Les nombres figurant au tableau 20 résultent d'expériences faites avec 10 réacteurs seulement.

TABLEAU 21

DENSITÉ DU GROUPE STIMULANT : NÉOTÉNIQUES ♂	1 ♂	5 ♂	10 ♂	15 ♂
NOMBRE DE PASSAGES EFFECTUÉS PAR LES RÉACTEURS : NYMPHES ♂	64	86	110	108
VARIATION INTERINDIVIDUELLE	3 3 3 3 6 0 4 3 2 3 3 2 3 2 6 3 6 5 3 1	6 8 6 1 5 4 3 4 5 3 2 7 4 0 8 2 5 6 6 1	7 5 9 4 14 6 8 0 4 1 5 3 5 4 6 14 2 5 3 5	3 10 5 9 4 5 6 5 11 4 6 5 4 6 7 6 6 2 0 4
ECART-TYPE	1,57	1,78	2,94	2,56
<i>t</i>	N. S.	2,43 (P = .05)	3,29 (P = .01)	3,61 (P = .01)

5° *Réactivité à l'égard des reproducteurs néoténiques.* — Si les nymphes du dernier stade ne réagissent pas à la présence des imagos fonctionnels, en revanche, les sexués de remplacement exercent sur

elles une attraction facilement observable quoique relativement faible.

Il était intéressant de voir si la différenciation sexuelle, qui apparaît chez les sujets nymphaux, correspondait à une réactivité particulière des individus de chaque sexe à l'égard des néoténiques. L'expérimentation a donc porté sur le comportement des deux catégories de réacteurs à longs fourreaux alaires en présence des néoténiques des deux sexes.

a) ENVERS LES NÉOTÉNIQUES MÂLES, les nymphes du même sexe réagissent peu (tableau 21). Elles semblent indifférentes à l'égard

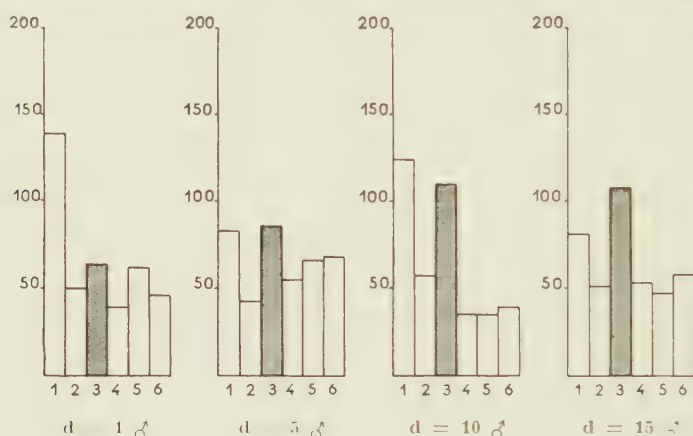


FIG. 21. — Réactivité des nymphes ♂ du dernier stade.
envers les reproducteurs néoténiques ♂.

En ordonnée : le nombre de passages effectués par les réacteurs.
En abscisse : les différentes zones de l'appareil.

d'un seul sexué, mais parviennent à détecter un groupe de 5 individus : le résultat obtenu est significatif au seuil de $P = .05$ ($t = 2,43$). La réponse est nettement positive en présence d'un ensemble de 10 sujets ($t = 3,24$), mais ne varie pas quand la source stimulante passe à 15 animaux (fig. 21).

Les nymphes de sexe opposé manifestent une réactivité plus faible (tableau 22). Il faut un groupement de 10 mâles pour obtenir une réponse positive ($t = 4,18$). La réactivité ne varie pas quand on augmente l'intensité du stimulus (fig. 22). Notons que les résultats positifs donnés par les femelles sont plus significatifs que ceux des mâles.

b) ENVERS LES NÉOTÉNIQUES FEMELLES, les nymphes des deux sexes réagissent plus fortement. La présence d'un seul individu dans l'olfactomètre ne modifie pas leur parcours, mais leur réactivité est nettement positive à l'égard d'un groupe attractif de 5 néoténiques ($t = 3,04$ et $3,1$). Le nombre de passages au-dessus de la source odorante aug-

TABLEAU 22

DENSITÉ DU GROUPE STIMULANT : NÉOTÉNIQUES ♂	1 ♂	5 ♂	10 ♂	15 ♂
NOMBRE DE PASSAGES EFFECTUÉS PAR LES RÉACTEURS : NYMPHES ♀	61	77	105	104
VARIATION INTERINDIVIDUELLE	1 3 3 3 4 0 4 2 3 7 7 3 3 4 2 5 5 0 2 0	4 3 3 4 6 3 3 2 5 3 4 6 3 5 3 3 5 0 7 5	4 5 7 6 6 5 9 4 4 4 5 3 2 3 7 7 3 6 12 3	5 7 4 9 3 4 6 5 4 6 3 7 3 8 6 3 3 6 7 5
ECART-TYPE	2,02	1,59	2,05	1,82
<i>t</i>	N. S.	1,46 (N. S.)	3,62 (P = .01)	4,47 (P = .01)

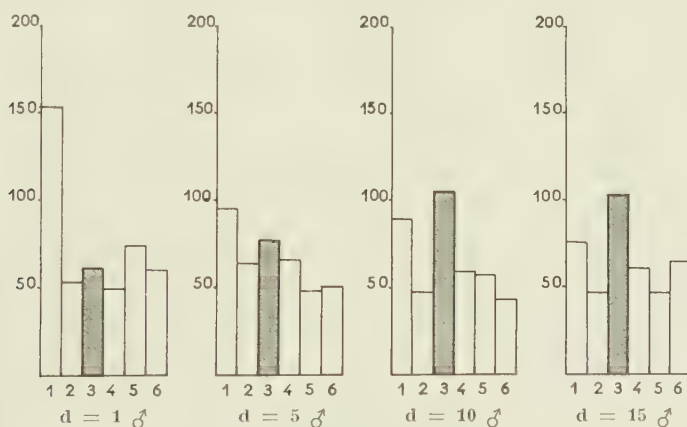


FIG. 22. — Réactivité des nymphes ♀ du dernier stade.
 envers les reproducteurs néoténiques ♂.

En ordonnée : le nombre de passages effectués par les réacteurs.

En abscisse : les différentes zones de l'appareil.

mente quand le groupe stimulus passe de 5 à 10 sujets, mais ne change pas pour un lot de 15 animaux (tableaux 23 et 24).

Comme dans le cas précédent, on note que les nymphes des deux sexes réagissent de la même manière envers les néoténiques femelles (fig. 23 et 24) : les réacteurs femelles donnent des résultats plus significatifs que les mâles.

TABLEAU 23

DENSITÉ DU GROUPE STIMULANT : NÉOTÉNIQUES ♀	1 ♀	5 ♀	10 ♀	15 ♀
NOMBRE DE PASSAGES EFFECTUÉS PAR LES RÉACTEURS : NYMPHES ♂	55	102	115	122
VARIATION INTERINDIVIDUELLE	2 3 4 2 5 1 1 4 0 1 9 2 2 1 2 4 4 3 2 3	9 7 5 6 9 3 9 5 5 7 4 7 5 4 1 7 4 1 0 4	11 2 5 1 5 7 11 8 3 2 8 4 9 8 11 2 5 5 4 4	8 7 3 4 11 3 5 5 11 11 7 6 7 3 3 5 6 5 9 3
ECART-TYPE	1,96	2,6	3,18	2,74
<i>t</i>	N. S.	3,04 (P = .01)	3,4 (P = .01)	4,51 (P = .01)

TABLEAU 24

DENSITÉ DU GROUPE STIMULANT : NÉOTÉNIQUES ♀	1 ♀	5 ♀	10 ♀	15 ♀
NOMBRE DE PASSAGES EFFECTUÉS PAR LES RÉACTEURS : NYMPHES ♀	67	98	121	117
VARIATION INTERINDIVIDUELLE	6 2 5 3 2 4 3 2 3 4 3 4 5 1 2 3 2 5 4 4	7 4 6 1 5 4 8 6 5 4 2 2 6 4 6 3 4 4 11 6	3 5 6 7 9 7 3 4 7 4 4 9 2 2 8 10 8 6 10 7	8 5 4 3 3 4 10 5 6 9 8 3 7 6 4 7 3 11 5 6
ECART-TYPE	1,3	2,26	2,56	2,3
<i>t</i>	0,068 (N. S.)	3,1 (P = .01)	4,74 (P = .01)	4,89 (P = .01)

En définitive, on peut dire :

D'une part, que le sexe des nymphes n'intervient pas dans leur comportement à l'égard des reproducteurs de remplacement, bien qu'on constate une légère tendance des réacteurs femelles à répondre

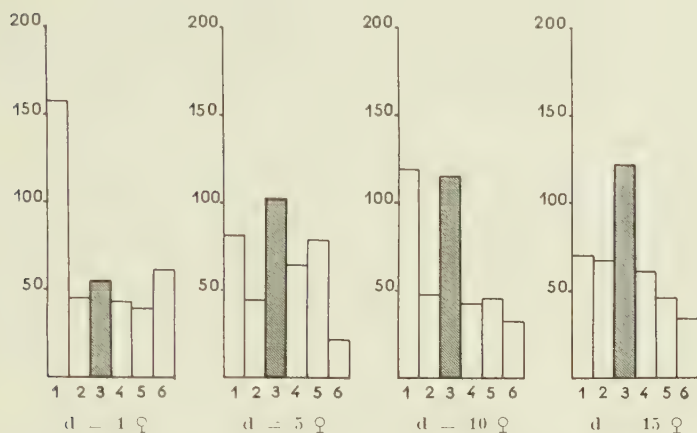


FIG. 23. — Réactivité des nymphes ♂ du dernier stade.
 envers les reproducteurs néoténiques ♀.

En ordonnée : le nombre de passages effectués par les réacteurs.

En abscisse : les différentes zones de l'appareil.

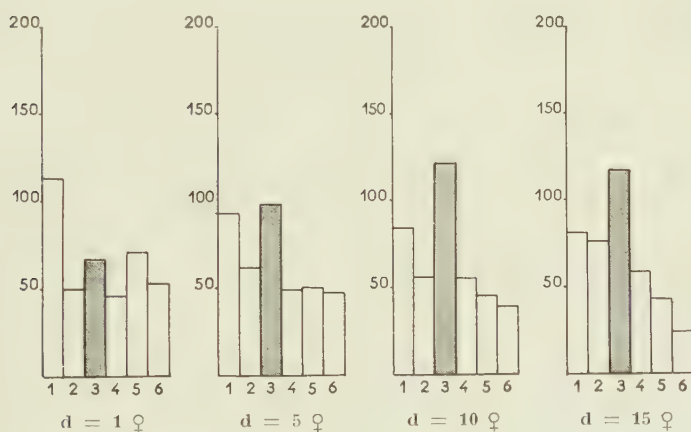


FIG. 24. — Réactivité des nymphes ♀ du dernier stade.
 envers les reproducteurs néoténiques ♀.

En ordonnée : le nombre de passages effectués par les réacteurs.

En abscisse : les différentes zones de l'appareil.

plus fortement que les mâles à la présence des néoténiques des deux sexes : la différence n'est pas significative ($t = 0,3$).

— D'autre part, que le sexe des néoténiques ne semble pas intervenir dans le comportement des nymphes. Bien que les tests « t » de Student soient plus grands chez les femelles que chez les mâles, la différence n'est pas significative ($t = 1,68$), sauf pour la densité 5.

— Enfin, que la remarque faite à propos des imagos reproducteurs

s'applique aussi aux néoténiques dont il n'existe, normalement, qu'un seul couple dans la colonie privée de sexués : le couple unique ne semble pas provoquer de réaction originale de la part des nymphes, du moins dans les conditions expérimentales.

6° *Réactivité à l'égard des soldats.* — On a vu précédemment que les larves réagissent peu à l'égard des soldats. Il en va de même avec les nymphes dont la réactivité est encore plus faible. La présence de 5 individus est insuffisante pour provoquer une activité caractérisée au-dessus du groupe ($t = 0,38$; N. S.). Il faut un lot de 10 animaux

TABLEAU 25

DENSITÉ DU GROUPE STIMULANT : SOLDATS	1	5	10	15	20
NOMBRE DE PASSAGES EFFECTUÉS PAR LES RÉACTEURS : N7	56	71	106	108	146
VARIATION INTER- INDIVIDUELLE		4 2 1 3 8 2 3 9 2 2 4 2 1 3 2 5 0 7 3 8	6 9 6 3 2 0 10 5 4 5 4 12 3 4 4 8 4 2 10 2	15 4 5 8 5 0 3 3 8 2 7 4 1 14 4 10 4 1 6 4	3 8 3 4 5 14 5 7 8 15 0 6 7 12 6 6 15 12 4 8
ECART-TYPE		2,56	2,59	4	4,21
t	N. S.	0,38 (N. S.)	3,39 (P = .01)	2,31 (P = .05)	4,21 (P = .01)

N7 = nymphes à longs fourreaux alaires.

pour obtenir un résultat positif dont le $t = 3,39$ est significatif au seuil $P = .01$. Ce résultat ne change pas quand le groupe stimulus est composé de 15 soldats, mais on obtient un fort accroissement de la réactivité des nymphes quand la stimulation provient d'un groupement de 20 sujets (fig. 25).

On retrouve, ici, l'irrégularité observée dans l'expérimentation avec les larves. Les résultats, significatifs au seuil $P = .01$ pour des groupes attractifs de 10 et 20 soldats, ne le sont qu'à $P = .05$ pour un groupe de 15. Dans le cas des larves, c'est la densité 20 qui donne un t moins significatif ($P = .10$) que la densité 15 ($P = .05$).

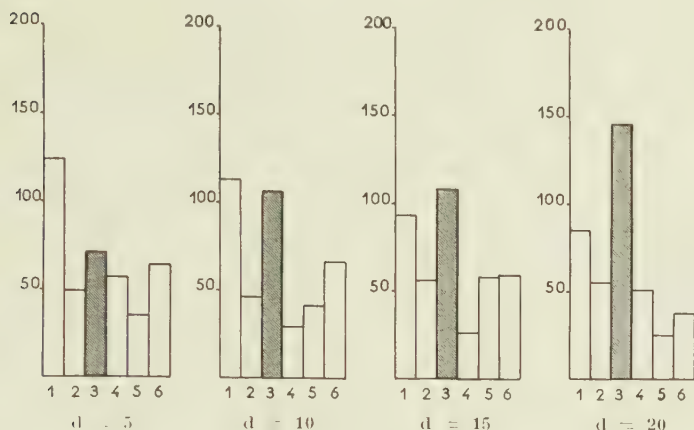


FIG. 25. — Réactivité des nymphes du dernier stade envers les soldats.

En ordonnée : le nombre de passages effectués par les réacteurs.

En abscisse : les différentes zones de l'appareil.

La comparaison avec les réacteurs larves montre que les nymphes réagissent davantage à la présence de 10 ou de 20 soldats; mais les résultats sont significatifs au même seuil ($P = .05$) à l'égard de 15 individus.

B. — RÉACTIVITÉ DES NYMPHES AU COURS DE LA MUE IMAGINALE

L'étude du comportement des nymphes engagées dans la voie de la mue imaginale est plus facile que celle des larves qui s'apprentent à changer de cuticule. Si, dans le cas des larves, on ne dispose d'aucun moyen pour apprécier le temps qui reste à l'animal pour aboutir à l'exuviation, en revanche, pour les nymphes, on possède des points de repères permettant de situer l'individu dans la période de mue. Les expériences ont été faites avec des réacteurs traversant les deux phases de la mue.

Rappelons que la première phase est caractérisée par des fourreaux alaires gonflés et accolés au corps de l'animal, alors que dans la deuxième phase les fourreaux alaires sont nettement détachés.

L'étude du comportement de ces deux types d'individus a porté sur trois catégories de sources stimulantes composées de larves en période d'intermue, ou de nymphes se trouvant soit dans la première phase, soit dans la deuxième phase de la mue.

Les résultats montrent que les réacteurs de l'une ou l'autre phase réagissent positivement envers les larves et les nymphes en première période de mue. Au contraire, ils restent indifférents en présence des animaux traversant la deuxième phase (tableaux 26 et 27).

TABLEAU 26

DENSITÉ DU GROUPE STIMULANT	LARVES				10 NYMPHES EN MUE			
	10		20		1 ^{re} phase.		2 ^e phase.	
NOMBRE DE PASSAGES EFFECTUÉS PAR LES RÉACTEURS : NYMPHES EN PREMIÈRE PHASE	85		97		94		71	
VARIATION INTERINDIVIDUELLE	1	4	5	3	7	5	3	6
	3	3	2	3	5	3	5	4
	2	9	5	2	3	7	4	7
	4	4	5	4	5	6	5	3
	7	5	8	5	9	3	2	5
ECART-TYPE	2,03		1,78		1,67		1,92	
<i>t</i>	2,02 (P = .10)		3,81 (P = .01)		3,66 (P = .01)		0,51 (N. S.)	

TABLEAU 27

DENSITÉ DU GROUPE STIMULANT	LARVES				10 NYMPHES EN MUE			
	10		20		1 ^{re} phase.		2 ^e phase.	
NOMBRE DE PASSAGES EFFECTUÉS PAR LES RÉACTEURS : NYMPHES EN DEUXIÈME PHASE	78		95		93		73	
VARIATION INTERINDIVIDUELLE	2	6	6	6	4	1	7	6
	4	5	4	1	3	5	3	2
	2	4	4	2	8	6	4	5
	5	5	6	0	7	2	5	9
	7	1	4	3	3	4	5	6
ECART-TYPE	1,97		2,09		2,28		2,27	
<i>t</i>	1,2 (N. S.)		3,03 (P = .01)		2,58 (P = .02)		0,63 (N. S.)	

La comparaison de ces résultats à ceux qui sont donnés par les nymphes au cours des intermues permet de remarquer que, si les nymphes en période de mue répondent positivement à la stimulation

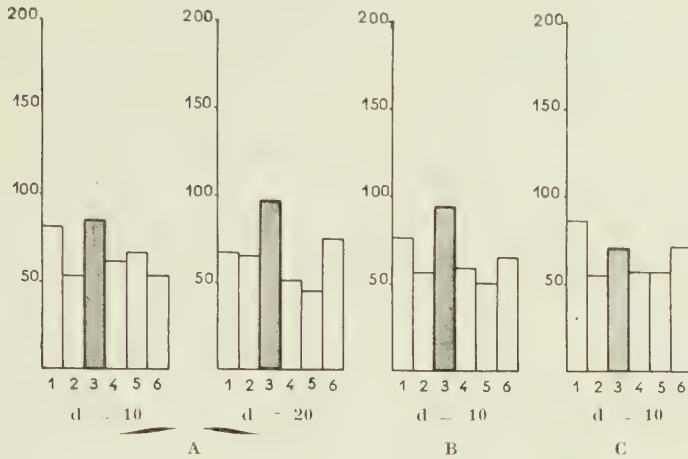


FIG. 26. — Réactivité des nymphes en 1^{re} phase de la mue imaginale envers les larves et les nymphes en mue imaginale.

En ordonnée : le nombre de passages effectués par les réacteurs.
En abscisse : les différentes zones de l'appareil.

Réactivité envers { A : larves.
B : nymphes en 1^{re} phase de la mue imaginale.
C : nymphes en 2^e phase de la mue imaginale.

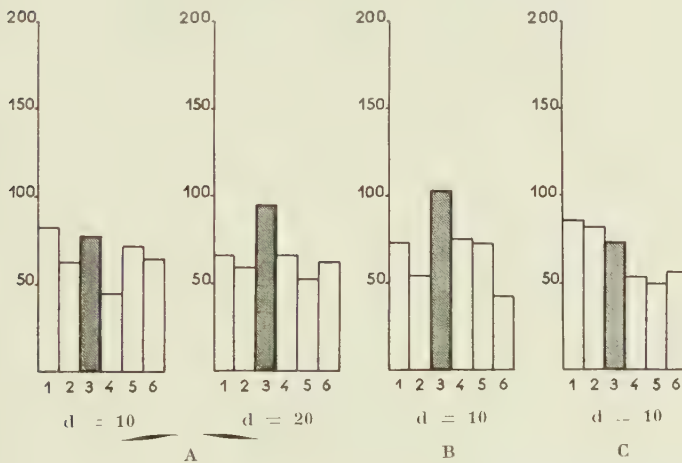


FIG. 27. — Réactivité des nymphes en 2^e phase de la mue imaginale envers les larves et les nymphes en mue imaginale.

En ordonnée : le nombre de passages effectués par les réacteurs.
En abscisse : les différentes zones de l'appareil.

Réactivité envers { A : larves.
B : nymphes en 1^{re} phase de la mue imaginale.
C : nymphes en 2^e phase de la mue imaginale.

de leurs semblables, cette réactivité est très faible et ne varie pas significativement quand on augmente l'importance du groupe stimulus (fig. 26 et 27).

Enfin, on notera que, durant la mue imaginale comme au cours de la mue larvaire, l'animal réagit à la présence de ses semblables tant qu'il reste libre de ses mouvements.

RÉSUMÉ (table B).

1° Les nymphes à courts fourreaux alaires réagissent comme les larves.

2° La réactivité des nymphes du dernier stade en période d'intermue est (fig. 28) :

- très forte envers les sujets larvaires; elle augmente avec l'importance du groupe stimulus;

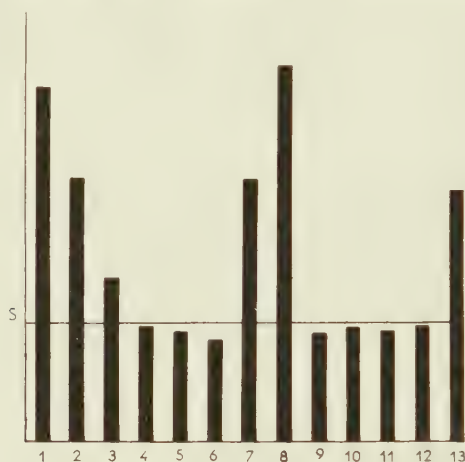


FIG. 28. — Réactivité des nymphes du dernier stade envers les différentes castes.

En abscisse : réactivité envers les différentes castes.

1. envers les larves.
2. envers les nymphes.
3. envers les nymphes en mue : 1^{re} phase.
4. envers les nymphes en mue : 2^e phase.
5. envers les imagos ailés ♂ avant le vol.
6. envers les imagos ailés ♀
7. envers les imagos ailés ♂ après le vol.
8. envers les imagos ailés ♀
9. envers les imagos reproducteurs ♂.
10. envers les imagos reproducteurs ♀.
11. envers les reproducteurs néoténiques ♂.
12. envers les reproducteurs néoténiques ♀.
13. envers les soldats.

S : ligne séparant les résultats significatifs (au-dessus) des résultats non significatifs (au-dessous).

— un peu moins forte en présence des individus de la même caste, ce qui se traduit par :

- a) une discrimination moins bonne entre les densités de groupement,
- b) un moindre étalement des réponses;

— très faible à l'égard des nymphes subissant la première phase de la mue imaginale, et nulle envers les individus de la deuxième phase;

nulle en présence des ailés appartenant encore à la colonie; mais elle aug-

TABLE B

DENSITÉ DU STIMULUS	GROUPE STIMULANT													
	N. EN MUE				AILÉS				SEXUÉS					
	L	N7	1	2	Avant le vol		Couple	Après le vol		Imagos		Néoténiques		
					♂	♀		♂	♀	♂	♀	♂	♀	
1														S
5	102 P = .02	120 P = .01			57 N. S.	54 N. S.	61 N. S.				86 ♂ P = .05	102 P = .01	71 N. S.	
											77 ♀ N. S.	98 P = .01		
10	111 P = .01	129 P = .01	46/10 P = .10	21/10 N. S.	55 N. S.	58 N. S.	65 N. S.	117 P = .01	143 P = .01		110 ♂ P = .01	115 P = .01	106 P = .01	
											105 ♀ P = .01	121 P = .01		
15	161 P = .01	167 P = .01			58 N. S.	62 N. S.					108 ♂ P = .01	122 P = .01	108 P = .05	
											104 ♀ P = .01	117 P = .01		
20	206 P = .01	153 P = .05	48/10 P = .05	34/10 N. S.	64 N. S.	59 N. S.		152 P = .01	218 P = .01	32/10 N. S.		39/10 P = .05	146 P = .01	

L = larves. — N7 = nymphes à longs fourreaux alaires. — Nymphes en mue : 1 = première phase; 2 = deuxième phase. — S = soldats. — N. S. = non significatif.

mente brutalement à l'égard de ceux qui ont accompli leur vol nuptial, et redevient faible envers les sexués fonctionnels;

— plus forte à l'égard des sexués néoténiques qu'envers les imagos reproducteurs; on notera toutefois que, dans les deux cas, elle est nulle envers un seul individu, quel que soit son sexe;

— faible quand elle répond à un groupe stimulus formé de soldats, elle ne devient importante qu'à l'égard d'un lot de 20 animaux.

3° *Au cours de la mue imaginale, la nymphe réagit faiblement à la présence des autres individus*, quels que soient leur type ou leur nombre. Mais, à l'instar des larves, la réactivité subsiste tant que l'animal peut se mouvoir. Dans la phase d'immobilité correspondant à l'exuviation proprement dite, il n'est plus possible d'apprécier l'état réactionnel de l'animal.

La comparaison du comportement des nymphes à celui des sujets larvaires montre que, sauf envers la caste des soldats, la réactivité des premières est notablement plus faible que celle des larves.

3° Réactivité des imagos.

Chez *Calotermes flavicollis*, la mue imaginale donne naissance à un individu pourvu d'ailes qu'il perdra peu après le vol nuptial. Une fois débarrassé de son exuvie, le jeune imago manifeste une très faible mobilité durant un temps qui peut varier de 1 à 3 heures. Au cours de cette période, l'animal déplie ses ailes et prend l'aspect d'un ailé blanc. Il recouvre alors une activité normale. Durant les heures suivantes, les ailes se pigmentent progressivement jusqu'à devenir, 12 à 14 heures après l'exuviation, d'un gris franc. Le corps de l'animal est alors d'un blanc un peu plus opaque qu'au moment de la mue. La coloration des ailes et du corps va s'accroître au cours des jours suivants, pour aboutir, trois jours environ après la mue, au ton brun foncé de l'imago reproducteur.

L'observation du comportement des imagos porte sur quatre périodes de leur existence, caractérisées, d'une part par un aspect ou un état particulier de l'animal, d'autre part par la situation de l'individu à l'égard de la mue ou du vol nuptial :

la première période couvre les trois premiers jours suivant la mue : l'animal se pigmente progressivement;

la deuxième période s'étend du troisième jour après la mue jusqu'au moment du vol nuptial : l'individu possède alors la couleur brun foncé de l'adulte;

la troisième période, non encore délimitée avec précision, correspond à l'époque de l'essaimage;

enfin, la dernière période commence avec la fondation de la colonie.

A. — RÉACTIVITÉ DES IMAGOS AILÉS

1° *Réactivité des imagos ailés après la mue imaginale.* — On a vu, au paragraphe précédent, que les nymphes subissant la deuxième phase de la mue imaginale sont peu réactives et qu'il faut un groupe de 20 larves pour mettre en évidence leur état réactionnel. Les expériences ont été reprises, dans les mêmes conditions, immédiatement après l'exuviation.

Débarrassé de l'ancienne cuticule, ayant complètement déplié ses ailes et pris l'aspect d'un ailé blanc, l'animal manifeste alors une réactivité nettement caractérisée, mais cependant inférieure à celle qu'il avait juste avant la mue. Le résultat n'est, en effet, significatif qu'au seuil de $P = .05$ (tableau 28).

TABLEAU 28

TYPE DE RÉACTEUR UTILISÉ	AILÉS BLANCS	AILÉS GRIS
NOMBRE DE PASSAGES EFFECTUÉS PAR LES RÉACTEURS	47	51
VARIATION INTERINDIVIDUELLE	9 7 5 3 4 5 2 6 4	2 1 0 0 1 0 5 1 1 4 7 3 5 4 2 2 0 7 6 0
ECART-TYPE	2,34	2,4
<i>t</i>	2,3 ($P = .05$)	N. S.

Les valeurs figurant au tableau 28 ont été obtenues avec 9 ailés blancs et 20 ailés gris.

Au cours des heures suivantes, l'animal se pigmente progressivement. La réactivité diminue et, si l'ailé gris clair reste encore sensible à la présence des larves, le sujet gris foncé, par contre, y est parfaitement indifférent (fig. 29). Des 20 résultats groupés dans la deuxième colonne du tableau 28, 4 ont été donnés par des individus gris clair et figurent parmi les plus élevés.

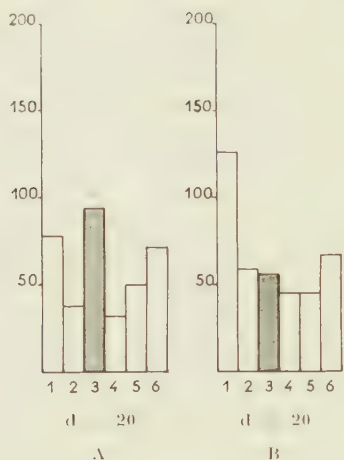


FIG. 29.

Réactivité des imagos ailés après la mue imaginale.

En ordonnée : le nombre de passages effectués par les réacteurs.

En abscisse : les différentes zones de l'appareil.

A : réactivité des ailes blanches.

B : réactivité des ailes gris.

3 : zone où se trouve le groupe stimulant.

d : densité du groupe stimulant.

2° *Réactivité des imagos ailés avant le vol nuptial.* — Dans l'impossibilité où l'on se trouve de prévoir la date de l'essaimage, et afin d'être assuré de l'homogénéité du matériel utilisé, les expériences ont été groupées dans un laps de temps assez court (12 jours), ce qui explique leur nombre relativement réduit.

a) RÉACTIVITÉ DES MÂLES. — Leur comportement a été étudié envers des groupes de 20 individus de chaque type (fig. 30). Les

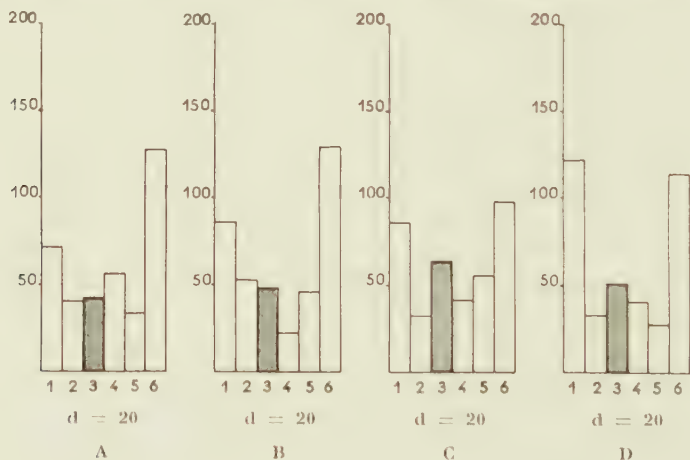


FIG. 30. — *Réactivité des imagos ailés ♂, avant le vol nuptial, envers différentes castes.*

En ordonnée : le nombre de passages effectués par les réacteurs.

En abscisse : les différentes zones de l'appareil.

A : réactivité envers les larves.

B : réactivité envers les nymphes.

C : réactivité envers les soldats.

D : réactivité envers les ailes ♀.

3 : zone où se trouve le groupe stimulant.

d : densité du groupe stimulant.

résultats obtenus montrent que la réactivité des imagos ailés mâles est nulle à l'égard des représentants des différentes castes, ainsi qu'envers les femelles ailées (tableau 29).

TABLEAU 29

TYPE DE STIMULUS	LARVES	NYPHES	SOLDATS	AILÉS ♀
NOMBRE DE PASSAGES EFFECTUÉS PAR LES RÉACTEURS ♂	42	48	64	51
VARIATION INTERINDIVIDUELLE	3 5 0 2 2 4 0 1 3 0 4 3 0 0 2 4 2 2 3 2	8 1 5 2 3 2 2 0 5 0 1 2 5 2 3 0 0 3 0 3	6 3 4 1 2 5 3 5 2 5 3 6 2 4 2 2 4 0 0 5	3 1 1 4 7 2 1 1 2 5 3 9 2 0 0 1 4 2 1 2
ECART-TYPE	1,5	1,9	1,8	2,3
<i>t</i>	N. S.	N. S.	N. S.	0,42 (N. S.)

b) RÉACTIVITÉ DES FEMELLES. — Le comportement des femelles, comme celui des mâles, a été étudié envers des groupes stimulus de 20 sujets de chaque type (fig. 31). Les résultats obtenus sont iden-

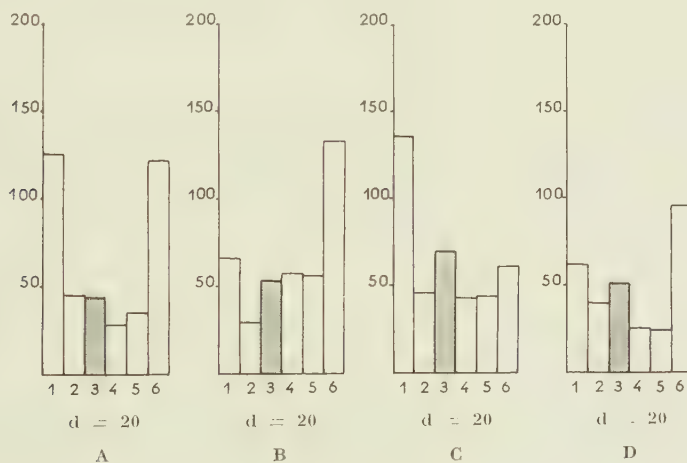


FIG. 31. — Réactivité des imagos ailés ♀, avant le vol nuptial, envers différentes castes.

En ordonnée : le nombre de passages effectués par les réacteurs.
En abscisse : les différentes zones de l'appareil.

A : réactivité envers les larves.

B : réactivité envers les nymphes.

C : réactivité envers les soldats.

D : réactivité envers les ailés ♂.

3 : zone où se trouve le groupe stimulant.

d : densité du groupe stimulant.

TABLEAU 30

TYPE DE STIMULUS	LARVES				NYMPHES				SOLDATS				AILÉS ♂			
NOMBRE DE PASSAGES EFFECTUÉS PAR LES RÉACTEURS ♀	44				53				67				51			
VARIATION INTERINDIVIDUELLE	2	4	4	3	1	3	4	3	2	1	1	2	3	5	3	2
	1	4	1	5	2	0	1	1	1	10	8	5	4	1	1	2
	4	5	2	2	4	2	3	4	2	1	3	0	1	0	2	0
	1	0	1	1	1	8	2	0	4	4	5	6	4	2	1	0
	0	0	2	2	3	0	8	3	6	4	1	1	1	6	4	6
ECART-TYPE	1,64				2,25				2,67				1,67			
<i>t</i>	N. S.				0,63 (N. S.)				0,03 (N. S.)				0,58 (N. S.)			

tiques aux précédents. Les imagos ailés femelles restent indifférents à la présence de leurs semblables, quelle que soit leur caste (tableau 30).

3° *Réactivité des imagos ailés après le vol nuptial.* Rappelons que les animaux utilisés ici ont été recueillis lors d'un vol qui s'est produit le 10 octobre 1958. La nécessité de travailler sur un matériel frais nous a contraints à limiter le nombre des expériences. La réactivité n'a été étudiée qu'envers quelques castes et avec 10 réacteurs seulement dans le cas des ailés.

a) *RÉACTIVITÉ DES MÂLES.* — Le comportement des ailés mâles a été étudié envers des groupes de 20 individus appartenant à 3 types différents : larves, nymphes et ailés (fig. 32).

— Envers les larves et les nymphes, le comportement des mâles n'est pas modifié par le vol nuptial. La réactivité est nulle et, pour ces deux cas, les nombres figurant au tableau 31 ne sont pas significatifs.

Envers les ailés, le comportement des mâles diffère selon le sexe des individus formant le groupe attractif. Si le réacteur paraît indifférent à la présence de ses congénères du même sexe, par contre, à l'égard des femelles, il manifeste une faible réactivité dont le résultat, pour 9 degrés de liberté, n'est significatif qu'au seuil de $P = .10$ ($t = 1,88$).

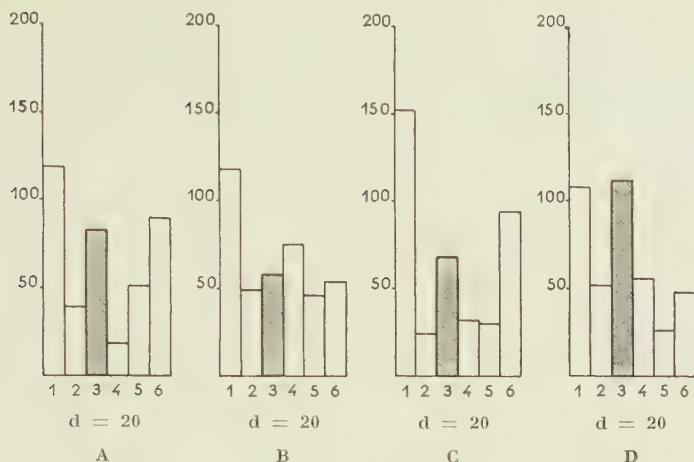


FIG. 32. — Réactivité des imagos ailés ♂, après le vol nuptial, envers différentes castes.

En ordonnée : le nombre de passages effectués par les réacteurs.

En abscisse : les différentes zones de l'appareil.

A : réactivité envers les larves.

B : réactivité envers les nymphes.

C : réactivité envers les ailés ♂.

D : réactivité envers les ailés ♀.

3 : zone où se trouve le groupe stimulant.

d : densité du groupe stimulant.

TABLEAU 31

TYPE DE STIMULUS	LARVES				NYPHES				AILÉS ♂		AILÉS ♀	
NOMBRE DE PASSAGES EFFECTUÉS PAR LES RÉACTEURS ♂	83				58				34		56	
VARIATION INTERINDIVIDUELLE	9	4	0	1	1	3	0	12	2	0	7	10
	2	3	1	7	2	2	4	4	6	4	5	7
	13	3	3	0	4	0	1	3	1	2	10	3
	8	3	2	5	4	3	0	1	3	7	1	3
	2	1	11	3	4	3	5	2	2	7	8	2
ECART-TYPE	3,56				2,6				2,4		3,8	
t	1,56 (N. S.)				(N. S.)				(N. S.)		1,88 (P = .10)	

Les valeurs figurant dans les deux dernières colonnes du tableau 31 résultent d'expériences faites avec 10 réacteurs seulement.

b) RÉACTIVITÉ DES FEMELLES. Le comportement des femelles a été étudié dans les mêmes conditions de stimulation que celui des mâles, et avec le même nombre de réacteurs : 20 dans le cas des larves et des nymphes, 10 dans celui des ailés (fig. 33) :

— Envers les larves et les nymphes, les femelles ailées ne pré-

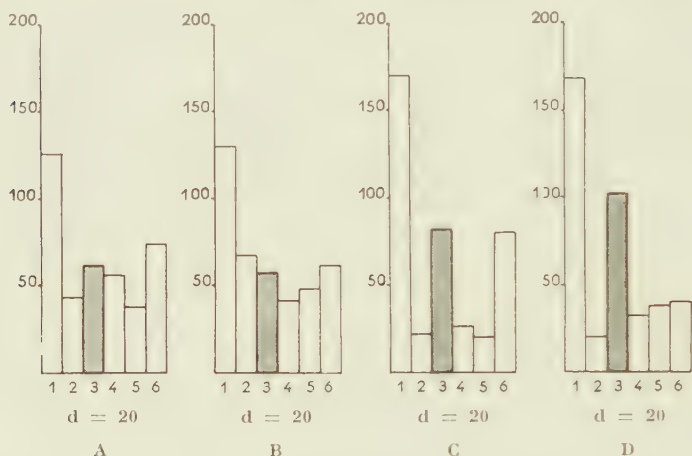


FIG. 33. — Réactivité des imagos ailés ♀, après le vol nuptial, envers différentes castes.

En ordonnée : le nombre de passages effectués par les réacteurs.

En abscisse : les différentes zones de l'appareil.

A : réactivité envers les larves.

B : réactivité envers les nymphes.

C : réactivité envers les ailés ♂.

D : réactivité envers les ailés ♀.

3 : zone où se trouve le groupe stimulant.

d : densité du groupe stimulant.

sentent pas de réactivité caractérisée, et le nombre des passages au-dessus des groupes stimulus n'est pas significatif (tableau 32).

Envers les ailés, la femelle manifeste un comportement différent selon que le groupe attractif est composé de mâles ou de femelles. Elle ne réagit pas à l'égard des mâles et donne des résultats non significatifs. Elle reste insensible aussi à la présence d'une femelle unique et réagit faiblement envers un groupe de 20. L'épreuve statistique donne un $t = 3,09$ qui, pour 9 degrés de liberté, est significatif au seuil de $P = .02$.

B. — RÉACTIVITÉ DES IMAGOS REPRODUCTEURS

Ces animaux proviennent de fondations faites au laboratoire. Ils ont été utilisés au bout d'un an, alors que les colonies possédaient une population de 10 à 50 individus. On comprend donc que leur réacti-

TABLEAU 32

TYPE DE STIMULUS	LARVES	NYPHES	AILÉS ♂	AILÉS ♀
NOMBRE DE PASSAGES EFFECTUÉS PAR LES RÉACTEURS ♀	62	57	41	51
VARIATION INTERINDIVIDUELLE	1 7 3 2 3 3 2 1 2 1 2 0 2 5 7 2 6 4 5 4	2 5 3 0 9 1 0 1 4 2 4 3 3 1 0 0 5 5 6 3	1 4 2 10 3 1 8 7 3 2	6 0 8 0 5 10 6 8 6 2
ECART-TYPE	2,02	2,23	3,1	3,09
<i>t</i>	(N. S.)	0,03 (N. S.)	0,88 (N. S.)	2,7 (P = .02)

Les valeurs figurant dans les deux dernières colonnes du tableau 32 résultent d'expériences faites avec 10 réacteurs seulement.

tivité n'ait pas pu être étudiée à l'égard de leurs propres descendants. D'autre part, le nombre limité de nos élevages (350) et l'extrême fragilité des imagos ont restreint le nombre des expériences.

a) RÉACTIVITÉ DES MÂLES. — Les imagos reproducteurs mâles ne semblent pas réagir à la présence de leurs semblables du même sexe (fig. 34). A l'égard d'un groupe de 15 individus, les résultats obtenus ne sont pas significatifs.

Envers les femelles, la réactivité, très faible à l'égard d'un unique

FIG. 34.

Réactivité
des imagos reproducteurs ♂
envers leurs semblables.

En ordonnée : le nombre de passages effectués par les réacteurs.

En abscisse : les différentes zones de l'appareil.

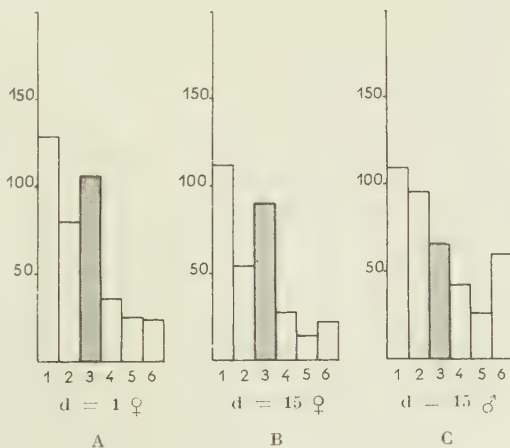
A : réactivité envers 1 ♀.

B : réactivité envers 15 ♀.

C : réactivité envers 15 ♂.

3 : zone où se trouve le groupe stimulant.

d : densité du groupe stimulant.



individu, est caractérisée par un $t = 1,9$ qui n'est significatif qu'au seuil de $P = .10$ (tableau 33). Avec un groupe de 15 individus, les résultats obtenus ne sont plus significatifs.

TABLEAU 33

TYPE DE STIMULUS	1 ♀	15 ♀	15 ♂
NOMBRE DE PASSAGES EFFECTUÉS PAR LES RÉACTEURS ♂	106	45	33
VARIATION INTERINDIVIDUELLE	5 3 5 4 17 3 3 6 4 2 4 7 8 1 8 1 0 5 17 4	15 7 0 6 2 2 0 6 1 6	10 0 5 4 2 5 0 0 1 6
ECART-TYPE	4,56	4,43	3,16
t	1,93 ($P = .10$)	1,45 (N. S.)	0,79 (N. S.)

Les nombres figurant dans les deux dernières colonnes résultent d'expériences faites avec 10 réacteurs seulement.

b) RÉACTIVITÉ DES FEMELLES. — Les imagos reproducteurs femelles ont un comportement identique à celui des mâles (fig. 35). Ils ne réagissent pas à l'égard des mâles, même en présence d'un groupe de 15 individus (tableau 34).

Envers les femelles, leur réactivité est faible et se traduit, à

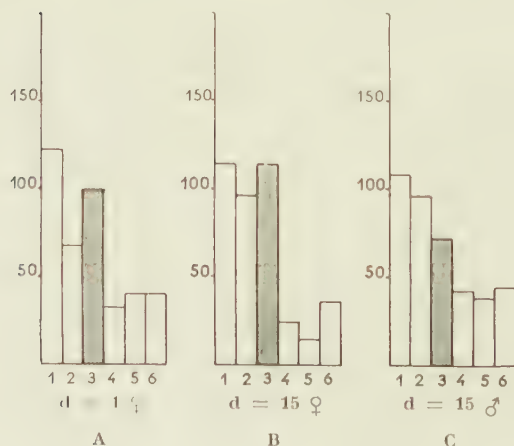


FIG. 35.

Réactivité
des imagos reproducteurs ♀
envers leurs semblables.

En ordonnée : le nombre de passages effectués par les réacteurs.

En abscisse : les différentes zones de l'appareil.

A : réactivité envers 1 ♀.

B : réactivité envers 15 ♀.

C : réactivité envers 15 ♂.

3 : zone où se trouve le groupe stimulant.

d : densité du groupe stimulant.

l'égard d'un unique sujet, par un $t = 2,01$ significatif au seuil de $P = .10$. A l'égard d'un groupe de 15 individus, le réacteur femelle, comme le mâle, donne des résultats qui ne sont plus significatifs.

TABLEAU 34

TYPE DE STIMULUS	1 ♀	15 ♀	15 ♂
NOMBRE DE PASSAGES EFFECTUÉS PAR LES RÉACTEURS ♀	99	57	36
VARIATION INTERINDIVIDUELLE	3 10 10 10 14 3 5 6 1 1 3 4 3 5 3 7 2 5 0 4	0 2 2 16 18 8 0 1 7 3	0 3 0 2 3 1 4 10 6 7
ECART-TYPE	3,6	6,5	2,9
t	2,01 ($P = .10$)	1,68 (N. S.)	1,13 (N. S.)

Les nombres figurant dans les deux dernières colonnes résultent d'expériences faites avec 10 réacteurs seulement.

RÉSUMÉ (table C).

Au cours du passage de la nymphe à l'imago, on assiste à une profonde modification du comportement de l'individu.

D'une part, la réactivité à l'égard des larves et des nymphes, qui subsiste encore un peu chez l'ailé blanc, disparaît quand l'animal se pigmente et acquiert l'aspect de l'imago reproducteur (fig. 36).

D'autre part, la différence de réactivité, liée au sexe des sujets attractifs, qui ne se manifeste pas dans le comportement jusqu'au vol nuptial, apparaît après l'essaimage et se précise chez l'imago reproducteur (fig. 37) :

— l'imago ailé, quel que soit son sexe, n'est sensible qu'à la présence de 20 femelles, par contre il ne réagit pas à l'égard des mâles;

— l'imago reproducteur, quel que soit son sexe, repère la présence d'une femelle unique dans l'olfactomètre, mais sa réactivité n'est plus significative à l'égard d'un groupe de 15 individus. En outre, il reste, comme l'ailé, indifférent à l'égard des mâles, du moins dans les conditions de l'expérimentation.

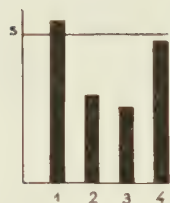


FIG. 36.

FIG. 36. — Réactivité des imagos ailés envers les larves et les nymphes.

En abscisse :

- 1 : réactivité des ailés blancs.
- 2 : réactivité des ailés gris.
- 3 : réactivité des ailés avant le vol.
- 4 : réactivité des ailés après le vol.

S : ligne séparant les résultats significatifs (au-dessus) des résultats non significatifs (au-dessous).

FIG. 37. — Réactivité des imagos envers leurs semblables.

En abscisse : réactivité :

- 1 : ailés entre eux avant le vol nuptial.
- 2 : ailés envers les ♂ } après le vol.
- 3 : ailés envers les ♀ }
- 4 : imagos reproducteurs envers les ♂.
- 5 : imagos reproducteurs envers 1 ♀.

S : ligne séparant les résultats significatifs (au-dessus) des résultats non significatifs (au-dessous).

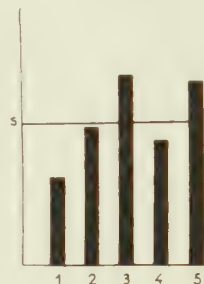


FIG. 37.

4° Réactivité des reproducteurs néoténiques.

Rappelons que les sexués néoténiques sont des sexués de remplacement qui apparaissent spontanément dans les colonies privées du couple reproducteur. Les sujets utilisés ici proviennent d'élevages d'individus larvaires ou de nymphes à courts fourreaux alaires. Pour cette raison, on comparera leur comportement à celui des larves. Les néoténiques sont assez fragiles et leur manipulation provoque, comme chez les imagos, une grande mortalité. Le nombre des expériences s'est donc trouvé nécessairement limité.

A. — RÉACTIVITÉ DES MALES

1° Réactivité à l'égard des larves. Les sexués néoténiques mâles présentent un seuil de réactivité très bas. Ils repèrent très facilement la présence d'un seul individu larvaire dans l'un des tubes de l'olfactomètre (fig. 38). Ce repérage, hautement significatif, est caractérisé par 123 passages au-dessus du groupe attractif pour l'ensemble des 20 réacteurs. Ce résultat donne un test $t = 5,18$ qui est significatif au seuil de $P = .01$.

Le tableau 35, résumant les résultats de l'expérimentation, montre que le nombre de passages des réacteurs est une fonction linéaire de la quantité d'animaux constituant le groupe attractif. L'étude de

TABLE C
RÉACTIVITÉ DES IMAGOS

TYPE DE RÉACTEUR	GROUPE STIMULANT						
	LARVES D = 20	NYMPHES D = 20	AILÉS ♂ D = 20	AILÉS ♀ D = 20	IMAGOS ♂ D = 15	IMAGOS ♀	
						D = 1	D = 15
APRÈS LA MUE :							
Ailés blancs	47/10 (P = .05)						
Ailés gris	51 (N. S.)						
AVANT LE VOL :							
Ailés ♂	42 (N. S.)	48 (N. S.)		51 (N. S.)	51 (N. S.)		64 (N. S.)
Ailés ♀	44 (N. S.)	53 (N. S.)	51 (N. S.)				67 (N. S.)
APRÈS LE VOL :							
Ailés ♂	83 (N. S.)	58 (N. S.)	34/10 (N. S.)	56/10 (P = .10)			
Ailés ♀	62 (N. S.)	57 (N. S.)	41/10 (N. S.)	51/10 (P = .02)			
REPRODUCTEURS :							
♂					33/10 (N. S.)	106 P = .10	45/10 N. S.
♀					36/10 (N. S.)	99 P = .10	57/10 N. S.

N. S. = non significatif. — D = densité. — X/10 = résultats pour 10 réacteurs.

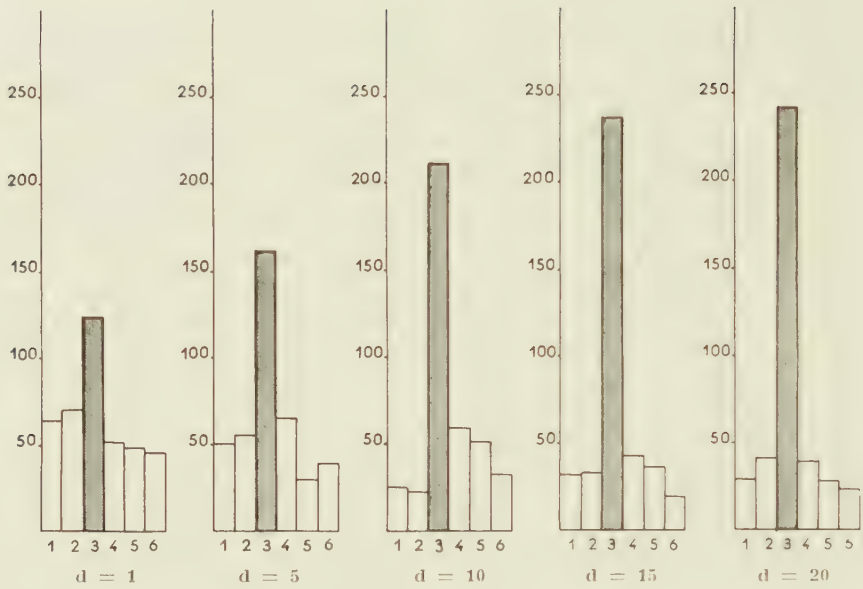


FIG. 38. — Réactivité des néoténiques ♂ envers les larves.

En ordonnée : le nombre de passages effectués par les réacteurs.

En abscisse : les différentes zones de l'appareil.

3 : zone où se trouve le groupe stimulant.

d : densité du groupe stimulant.

TABLEAU 35

DENSITÉ DU GROUPE STIMULANT : LARVES	1	5	10	15	20
NOMBRE DE PASSAGES EFFECTUÉS PAR LES RÉACTEURS : Nt. ♂	123	161	211	237	242
VARIATION INTER- INDIVIDUELLE	3 10 8 3 6 3 8 6 7 5 6 10 3 8 3 7 7 6 10 3	16 6 6 14 5 2 10 16 13 4 12 2 3 7 9 7 10 4 10 5	20 4 11 13 13 9 12 8 16 12 2 6 13 7 15 5 13 6 18 8	18 8 3 3 14 11 11 10 15 9 10 17 15 10 13 17 12 10 16 15	20 15 18 7 16 14 20 10 18 6 7 8 10 13 8 13 16 8 8 7
ECART-TYPE	2,43	4,44	4,55	4,22	4,76
t	5,18 (P = .01)	4,7 (P = .01)	7,9 (P = .01)	9,02 (P = .01)	8,23 (P = .01)

Nt. = néoténique.

la comparaison linéaire donne, en effet, pour 4 et 95 degrés de liberté, un indice de Snédecor $F = 32$ très significatif.

On remarque également que les réacteurs font une nette discrimination entre 1, 5 et 10 larves : l'indice de comparaison entre les groupes $F = 8,65$ est significatif au seuil de $P = .01$. Mais ils ne font pas de discrimination entre les groupements de 15 et de 20 individus.

La comparaison de la réactivité des sexués néoténiques et des larves, dans les mêmes conditions (tableau 36), montre que les sujets néoténiques réagissent beaucoup plus à la présence d'un unique individu larvaire ($t = 5,18$). Mais les larves donnent des résultats plus significatifs à l'égard des groupes de 10 et 20 sujets ($t = 8,2$ et $9,62$).

TABLEAU 36

DENSITÉ DU GROUPE STIMULANT : LARVES	1	5	10	15	20
NOMBRE DE PASSAGES EFFECTUÉS PAR LES RÉACTEURS : LARVES	86	142	183	168	229
<i>t</i>	2,27	4,5	8,2	5,1	9,62

2^e Réactivité à l'égard des nymphes à longs fourreaux alaires. —

La réactivité des sexués néoténiques mâles est, envers les nymphes, beaucoup moins forte que dans le cas précédent (fig. 39). Ils ne réa-

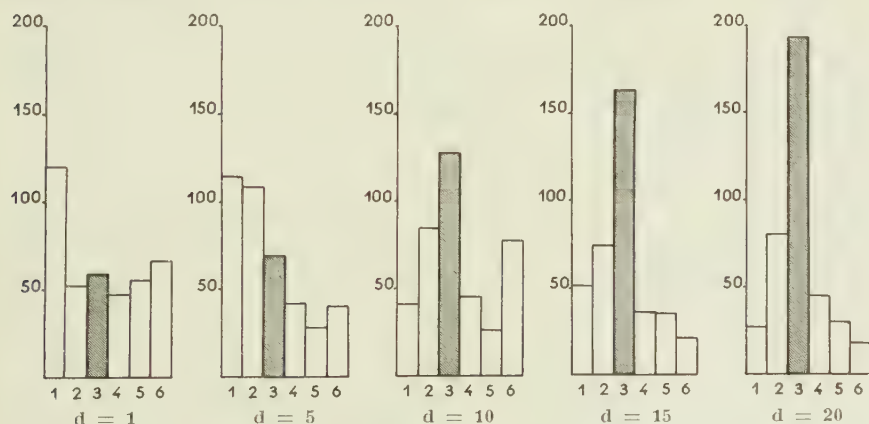


FIG. 39. — Réactivité des néoténiques ♂ envers les nymphes du dernier stade

En ordonnée : le nombre de passages effectués par les réacteurs.

En abscisse : les différentes zones de l'appareil.

gissent pas, de manière caractérisée, à la présence d'une seule ni même de 5 nymphes, et donnent des résultats non significatifs. A partir d'un groupe stimulus de 10 individus, la réactivité est nettement positive et augmente avec l'importance du groupement (tableau 37). L'indice de comparaison linéaire $F = 9,96$ est, pour 3 et 76 degrés de liberté, très significatif au seuil de $P = .01$.

TABLEAU 37

DENSITÉ DU GROUPE STIMULANT : NYMPHES	1	5	10	15	20
NOMBRE DE PASSAGES EFFECTUÉS PAR LES RÉACTEURS : Nt. ♂	59	68	126	162	193
VARIATION INTER- INDIVIDUELLE	2 6 3 1 4 4 5 6 3 3 5 2 2 1 2 1 2 3 1 3	8 5 0 5 4 0 13 0 4 0 6 0 1 8 5 0 5 0 0 4	2 7 16 11 4 1 3 10 1 8 0 20 3 6 7 1 12 7 7 1	10 13 6 11 6 2 10 2 8 9 13 15 11 3 5 11 11 0 9 7	6 3 3 15 4 14 16 2 4 17 18 10 10 7 17 3 19 1 13 10
ECART-TYPE		3,6	5,5	3,76	6,05
<i>t</i>	N. S.	0,76 (N. S.)	2,37 ($P = .05$)	6 ($P = .01$)	4,66 ($P = .01$)

On remarque, d'autre part, que la discrimination est parfaite entre les groupes attractifs de 10, 15 et 20 sujets. L'indice de comparaison intergroupes $F = 5,93$ est, en effet, significatif au seuil de $P = .01$.

La comparaison de ces résultats à ceux obtenus avec des réacteurs larves, envers le même stimulus, permet de constater que la réactivité des individus néoténiques mâles est, dans l'ensemble (sauf pour la densité 5), inférieure à celle des larves dans ce type d'expérience (tableau 38).

3° Réactivité à l'égard des reproducteurs néoténiques mâles. —

A l'égard des représentants de leur propre catégorie et du même sexe, les sujets néoténiques mâles réagissent plus fortement qu'à l'égard des nymphes (fig. 40). Ils ont, envers un unique individu, une réaction positive très nette, significative au seuil de $P = .05$ ($t = 2,26$).

TABLEAU 38

DENSITÉ DU GROUPE STIMULANT : NYMPHES	1	5	10	15	20
NOMBRE DE PASSAGES EFFECTUÉS PAR LES RÉACTEURS : LARVES	58	82	115	154	186
<i>t</i>	N. S.	1,83 (P = .10)	2,95 (P = .01)	4,92 (P = .01)	8,62 (P = .01)

Cette réactivité est une fonction linéaire de la densité du groupe attractif. L'indice de linéarité $F = 23,3$ est hautement significatif. On notera, d'autre part, que le réacteur distingue bien la différence

FIG. 40.

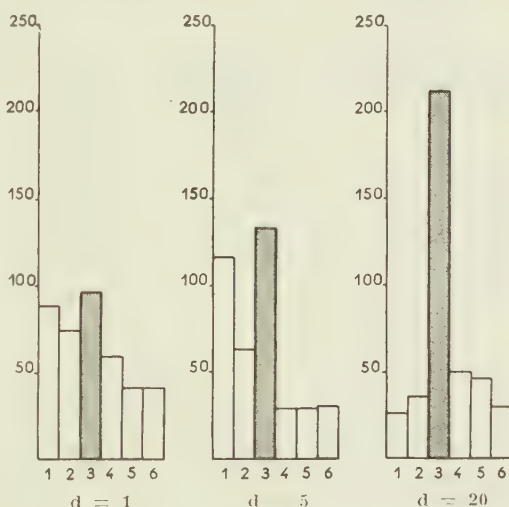
*Réactivité des néoténiques ♂
envers les néoténiques ♂.*

En ordonnée : le nombre de passages effectués par les réacteurs.

En abscisse : les différentes zones de l'appareil.

3 : zone où se trouve le groupe stimulant.

d : densité du groupe stimulant.



entre la présence d'un seul ou de 5 individus (tableau 39), ce que confirme l'indice de comparaison intergroupe $F = 12,16$, significatif au seuil $P = .01$.

En comparant la réactivité des néoténiques mâles et des larves dans les mêmes conditions, on constate que les premiers réagissent beaucoup plus que les secondes qui ne répondent qu'à la présence de 10 individus au moins, et ne font aucune distinction entre les différentes densités de groupement (tableau 40).

TABLEAU 39

DENSITÉ DU GROUPE STIMULANT : NÉOTÉNIQUES ♂	1	5	20
NOMBRE DE PASSAGES EFFECTUÉS PAR LES RÉACTEURS ♂	96	133	106
VARIATION INTERINDIVIDUELLE	4 3 5 5 5 10 2 4 2 4 5 3 12 3 6 2 11 4 3 3	3 6 9 6 13 10 3 15 0 9 1 1 6 5 8 4 12 14 4 4	17 6 16 13 7 8 11 7 8 13
ECART-TYPE	2,9	4,4	3,97
<i>t</i>	2,26 (P = .05)	3,37 (P = .01)	5,78 (P = .01)

Les valeurs figurant au tableau 39 résultent d'expériences faites avec 10 réacteurs seulement pour la densité 20.

TABLEAU 40

DENSITÉ DU GROUPE STIMULANT : NÉOTÉNIQUES ♂	1	5	10	20
NOMBRE DE PASSAGES EFFECTUÉS PAR LES RÉACTEURS :				
Néoténiques ♂	96	133		106
Larves	58	69	99	
ECART-TYPE :				
Néoténiques ...	2,26 (P = .05)	3,37 (P = .01)		5,78 (P = .01)
Larves	N. S.	N. S.	2,29 (P = .05)	

Enfin, on remarquera que, pour les 3 densités 1, 5 et 20, les mâles néoténiques donnent, à l'égard de leurs semblables du même sexe, des résultats qui se situent entre ceux qui ont été obtenus envers les larves et les nymphes (tableau 41).

TABLEAU 41

DENSITÉ DU GROUPE STIMULANT : NÉOTÉNIQUES ♂	1	5	20
<i>t</i> OBTENU ENVERS :			
les larves	5,18	4,7	8,23
les néoténiques ♂...	2,26	3,37	5,78
les nymphes	N. S.	0,76 (N. S.)	4,66

4° Réactivité à l'égard des reproducteurs néoténiques femelles. —

En présence des représentants de leur propre caste mais de sexe différent, les mâles néoténiques réagissent de manière nettement positive (fig. 41). Leur réactivité, assez forte en présence d'un seul

FIG. 41.

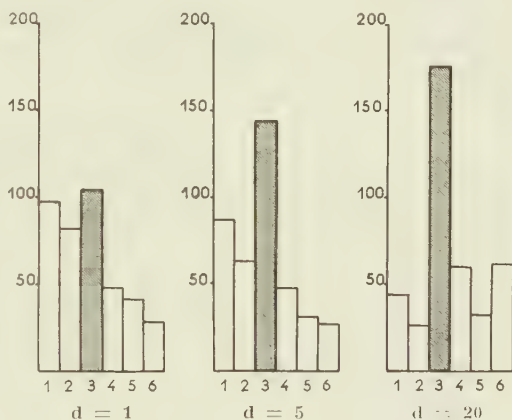
Réactivité des néoténiques ♂
envers les néoténiques ♀.

En ordonnée : le nombre de passages effectués par les réacteurs.

En abscisse : les différentes zones de l'appareil.

3 : zone où se trouve le groupe stimulant.

d : densité du groupe stimulant.



individu, est significative au seuil de $P = .01$ ($t = 2,86$). Elle augmente très significativement à l'égard d'un groupe de 5 animaux ($t = 4,16$). Mais, pour un groupement de 20 animaux, la réactivité reste la même et le test t de Student (3,84) n'est pas significativement différent du précédent (tableau 42).

Ces résultats sont, sauf pour la densité 20, plus significatifs que ceux qui ont été obtenus avec des groupes attractifs de néoténiques mâles. Ces derniers réagissent donc davantage à l'égard des femelles qu'envers les mâles de leur propre type.

Si l'on compare le comportement des mâles néoténiques à celui des larves, dans les mêmes conditions, on remarque, là encore, que les premiers réagissent beaucoup plus que les seconds (tableau 43).

Mais, dans les deux cas, on note : d'une part, une forte différence entre les résultats obtenus à l'égard d'un et de 5 individus; d'autre part, que la forte réactivité envers la densité 5 ne varie pas quand on accroit l'importance du stimulus.

TABLEAU 42

DENSITÉ DU GROUPE STIMULANT : NÉOTÉNIQUES ♀	1	5	20
NOMBRE DE PASSAGES EFFECTUÉS PAR LES RÉACTEURS : NÉOTÉNIQUES ♂	104	144	88
VARIATION INTERINDIVIDUELLE	7 4 7 3 3 2 6 0 11 8 5 3 4 6 7 5 3 3 12 5	6 2 15 2 3 6 8 10 2 11 12 10 10 7 12 5 2 2 7 12	15 5 7 16 8 4 14 8 7 4
ECART-TYPE	2,92	4,15	4,5
<i>t</i>	2,86 (P = .01)	4,16 (P = .01)	3,84 (P = .01)

Les valeurs figurant au tableau 42 résultent d'expériences faites avec 10 réacteurs seulement pour la densité 20.

TABLEAU 43

DENSITÉ DU GROUPE STIMULANT : NÉOTÉNIQUES ♀	1	5	10
NOMBRE DE PASSAGES EFFECTUÉS PAR LES RÉACTEURS : LARVES	83	100	90
<i>t</i>	2,2 (P = .05)	3,84 (P = .01)	1,87 (P = .05)

B. — RÉACTIVITÉ DES FEMELLES

1^{re} Réactivité à l'égard des larves. — Les femelles néoténiques, comme les mâles, ont un seuil de réactivité très bas. Elles sont fortement attirées par une seule larve, dont la présence provoque 148 passages pour l'ensemble des 20 réacteurs. Le test de Student $t = 6,06$ est significatif au seuil de $P = .01$.

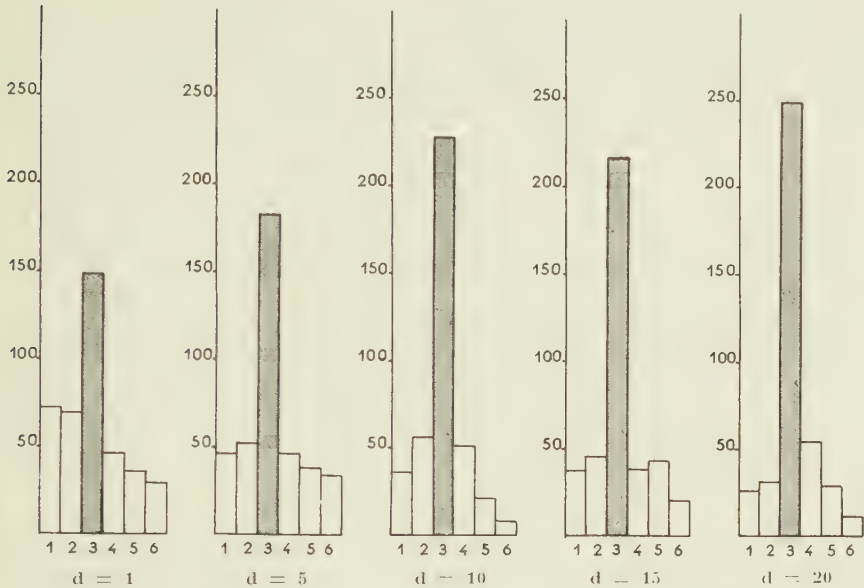


FIG. 42. — Réactivité des néoténiques ♀ envers les larves.
En ordonnée : le nombre de passages effectués par les réacteurs.
En abscisse : les différentes zones de l'appareil.

TABLEAU 44

DENSITÉ DU GROUPE STIMULANT : LARVES	1	5	10	15	20
NOMBRE DE PASSAGES EFFECTUÉS PAR LES RÉACTEURS : Nt. ♀	148	183	228	217	249
VARIATION INTER- INDIVIDUELLE	6 13 8 7 12 4 11 3 10 8 11 11 5 5 7 3 6 7 6 5	8 20 4 2 8 4 10 13 10 4 13 5 14 19 7 7 9 10 12 4	16 19 15 5 17 10 3 8 8 18 15 14 12 14 11 7 1 11 11 13	7 15 12 16 4 15 9 12 5 9 11 20 8 10 12 16 6 8 4 18	17 7 14 8 8 5 15 12 17 4 20 14 14 11 18 9 10 11 19 16
ECART-TYPE	3	4,94	4,9	3,60	4,69
t	6,06 (P = .01)	5,26 (P = .01)	7,36 (P = .01)	9,58 (P = .01)	8,69 (P = .01)

Nt. = néoténique.

Si l'on accroît l'importance de la source attractive, on observe, là encore, une augmentation corrélatrice du nombre de passages des réacteurs au-dessus du groupe stimulant (fig. 42). Le tableau 44 montre bien cette corrélation confirmée, d'ailleurs, par un indice de Snédecor $F = 21,3$ hautement significatif.

On remarque, d'autre part, que la discrimination entre les différentes densités de groupement est bonne, sauf en ce qui concerne les groupes de 10 et 15 individus qui induisent une même réactivité. L'indice de comparaison intergroupe $F = 3,8$ est significatif au seuil de $P = .01$.

La confrontation de ces résultats avec ceux qui sont donnés par des réacteurs néoténiques mâles (tableau 35) montre que les sujets néoténiques des deux sexes réagissent de manière analogue à la présence des larves. Cependant, bien que les chiffres ne soient pas significativement différents, il faut remarquer que les femelles donnent, en général, des résultats supérieurs à ceux des mâles.

2° Réactivité à l'égard des nymphes à longs fourreaux alaires.

Les femelles néoténiques sont beaucoup moins sensibles à la présence

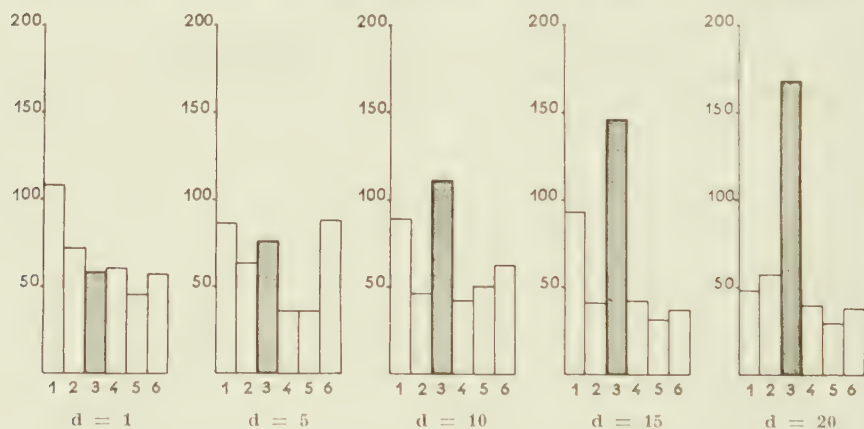


FIG. 43. — Réactivité des néoténiques ♀ envers les nymphes du dernier stade.

En ordonnée : le nombre de passages effectués par les réacteurs.

En abscisse : les différentes zones de l'appareil.

des nymphes et ne réagissent pas de manière caractérisée à un groupe de 5 individus (fig. 43). Pour les groupements supérieurs, le tableau 45 montre que la réactivité augmente avec l'intensité du stimulus. Cette augmentation est linéaire et son étude statistique donne un indice $F = 11,9$ très significatif.

On note, d'autre part, que la discrimination entre les densités de groupement perçues est bonne; elle est bien mise en évidence par le rapport de Snédecor $F = 4,04$ significatif au seuil de $P = .01$.

Les femelles néoténiques ont un comportement comparable, là encore, à celui des mâles (cf. tableau 37). D'une part, elles réagissent beaucoup moins à l'égard des nymphes qu'envers les larves. D'autre part, leur réactivité, comme celle des mâles, n'est caractérisée qu'à

TABLEAU 45

DENSITÉ DU GROUPE STIMULANT : NYMPHES	1				5				10				15				20			
NOMBRE DE PASSAGES EFFECTUÉS PAR LES RÉACTEURS : Nt. ♀	63				76				110				146				169			
VARIATION INTER- INDIVIDUELLE	5 0 3 2 2	3 4 4 0 4	5 3 2 1 1	4 6 4 3 2	1 0 0 5 1	2 7 4 1 5	2 10 2 1 7	2 8 8 5 5	0 11 2 3 12	3 10 6 5 2	1 0 9 1 10	6 9 5 4 11	12 5 3 6 15	11 3 8 5 1	0 0 11 15 14	0 10 15 6 14	3 6 10 5 17	10 5 9 4 9	0 15 17 19 15	0 15 17 19 15
ECART-TYPE	1,93				3				4				4,82				5,3			
<i>t</i>	N. S.				0,7 (N. S.)				2,42 (P = .05)				4,2 (P = .01)				4,84 (P = .01)			

partir d'un groupement de 10 animaux. Mais ici, contrairement à ce qu'on a noté à l'égard des larves, les femelles donnent des résultats inférieurs à ceux des mâles, bien qu'ils ne soient pas significativement différents.

3° Réactivité à l'égard des reproducteurs néoténiques mâles. —

Les sexués néoténiques femelles réagissent à l'égard de leurs semblables de sexe mâle de manière assez particulière (fig. 44). D'une part, ils sont nettement attirés par un seul individu et donnent des résultats qui atteignent le seuil de signification de $P = .05$ ($t = 2,39$). D'autre part, si leur réactivité augmente de façon significative en présence de 5 mâles ($t = 3,96$), par contre elle ne varie pas à l'égard d'un groupe de 20 sujets (tableau 46).

Quand on compare ces résultats à ceux qui sont donnés par des réacteurs larves, on voit que femelles néoténiques et larves réagissent de la même manière à l'égard des mâles néoténiques. Les premières, dont le seuil de réactivité est plus bas, donnent, pour un groupe

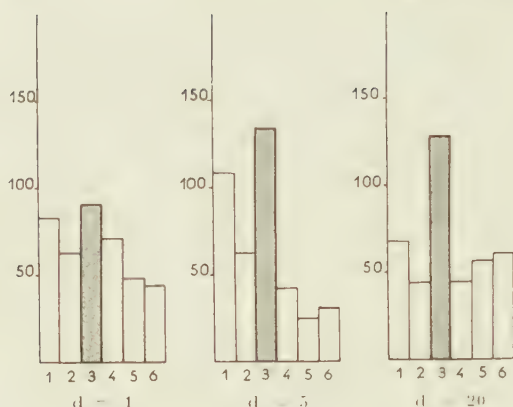


FIG. 44.

Réactivité des néoténiques ♀
envers les néoténiques ♂.

En ordonnée : le nombre de passages effectués par les réacteurs.

En abscisse : les différentes zones de l'appareil.

3 : zone où se trouve le groupe stimulant.

d : densité du groupe stimulant.

TABLEAU 46

DENSITÉ DU GROUPE STIMULANT : NÉOTÉNIQUES ♂	1				5				20			
NOMBRE DE PASSAGES EFFECTUÉS PAR LES RÉACTEURS : NÉOTÉNIQUES ♀	91				134				64			
VARIATION INTERINDIVIDUELLE	5	4	5	7	10	4	8	7	9	6		
	6	5	6	8	4	13	5	11	7	6		
	7	5	3	3	0	6	6	14	5	8		
	3	9	4	4	12	4	9	14	1	6		
	2	1	4	0	1	7	4	5	7	9		
ECART-TYPE	2,28				3,8				2,3			
t	2,39 (P = .05)				3,96 (P = .01)				4,21 (P = .01)			

Les valeurs figurant au tableau 46 résultent d'expériences faites avec 10 réacteurs seulement pour la densité 20.

attractif de 5 individus, une réponse maximale qui ne varie pas quand on augmente le stimulus. Les secondes donnent des résultats invariables à partir d'un groupement de 10 sujets (tableau 47).

On remarquera, enfin, que la réactivité des femelles néoténiques est semblable à celle des mâles sauf pour la densité 20 (cf. tableau 39).

4° Réactivité à l'égard des reproducteurs néoténiques femelles.

En présence des femelles néoténiques, les individus de même nature et de même sexe se comportent comme des mâles (fig. 45). Leur

TABLEAU 47

DENSITÉ DU GROUPE STIMULANT : NÉOTÉNIQUES ♂	1	5	10	15
NOMBRE DE PASSAGES EFFECTUÉS PAR LES RÉACTEURS : LARVES	58	69	99	95
<i>t</i>	N. S.	N. S.	2,29 (P = .05)	3,07 (P = .01)

réponse est positive dès qu'ils sont en présence d'un unique individu, et le résultat est significatif au seuil de $P = .02$ ($t = 2,53$). La réactivité augmente linéairement avec l'importance du groupe stimulus et

FIG. 45.

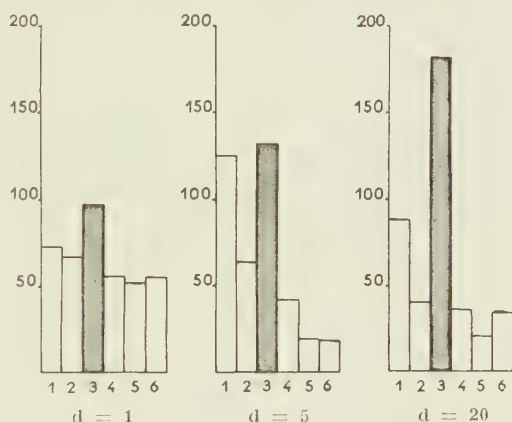
Réactivité des néoténiques ♀
envers les néoténiques ♀.

En ordonnée : le nombre de passages effectués par les réacteurs.

En abscisse : les différentes zones de l'appareil.

3 : zone où se trouve le groupe stimulant.

d : densité du groupe stimulant.



les différents groupements sont bien discriminés (tableau 48). L'indice de comparaison intergroupe $F = 15,5$ est très significatif.

Quand on compare la réactivité des larves et des femelles néoténiques à l'égard de ce même stimulus, on constate que les deux types de réacteurs ont des comportements assez voisins.

RÉSUMÉ (table D).

Dans l'ensemble, les sexués de remplacement réagissent de la même manière quel que soit leur sexe (fig. 46) :

— à l'égard des larves, les néoténiques des deux sexes réagissent plus que les larves et les nymphes. Les femelles donnent des résultats supérieurs à ceux des mâles, mais la différence n'est pas statistiquement significative;

TABLEAU 48

DENSITÉ DU GROUPE STIMULANT : NÉOTÉNIQUES ♀	1	5	20
NOMBRE DE PASSAGES EFFECTUÉS PAR LES RÉACTEURS : NÉOTÉNIQUES ♀	97	131	91
VARIATION INTERINDIVIDUELLE	12 5 5 4 2 5 8 8 2 3 2 8 5 4 4 5 2 5 5 3	1 10 5 4 13 3 5 11 7 2 5 1 9 13 11 4 11 6 8 3	5 7 15 11 12 14 11 9 1 6
ECART-TYPE	2,53	4	4,35
<i>t</i>	2,68 (P = .02)	3,59 (P = .01)	4,19 (P = .01)

Les valeurs figurant au tableau 48 résultent d'expériences faites avec 10 réac-
teurs seulement pour la densité 20.

— à l'égard des nymphes, ils réagissent un peu moins que les nymphes. Les
femelles ont tendance à donner des résultats inférieurs à ceux des mâles, mais, là
non plus, la différence n'est pas significative;
— à l'égard de leurs semblables mâles, les néoténiques des deux sexes réagissent
plus que les larves et les nymphes;
— envers une unique femelle, ils réagissent plus que les deux autres types de
réacteurs, mais leur réactivité est du même ordre pour les densités 5 et 20.

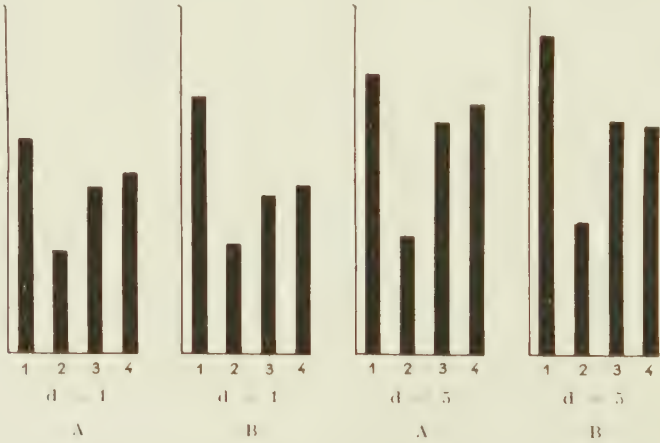


FIG. 46. — Réactivité des néoténiques envers différentes castes.

En abscisse :

d : densité du groupe stimulant.
A : réactivité des néoténiques ♂.
B : réactivité des néoténiques ♀.
1 : réactivité envers les larves.

2 : réactivité envers les nymphes du
dernier stade.
3 : réactivité envers les néoténiques ♂.
4 : réactivité envers les néoténiques ♀.

TABLE D
RÉACTIVITÉ DES REPRODUCTEURS NÉOTÉNIQUES

DENSITÉ DU STIMULUS	GROUPE STIMULANT							
	MÂLES NÉOTÉNIQUES				FEMELLES NÉOTÉNIQUES			
	L	N7	Néot. ♂	Néot. ♀	L	N7	Néot. ♂	Néot. ♀
1	123 P = .01	59 N. S.	96 P = .05	104 P = .01	148 P = .01	63 N. S.	91 P = .05	97 P = .02
5	161 P = .01	68 N. S.	133 P = .01	144 P = .01	183 P = .01	76 N. S.	134 P = .01	131 P = .01
10	211 P = .01	126 P = .05			228 P = .01	110 P = .05		
15	237 P = .01	162 P = .01			217 P = .01	146 P = .01		
20	242 P = .01	193 P = .01	106/10 P = .01	88/10 P = .01	249 P = .01	169 P = .01	64/10 P = .01	91/10 P = .01

L = larves. — N = nymphes à longs fourreaux alaires. — N. S. = non significatif.

5° Réactivité des soldats.

On sait que les soldats forment la caste la moins nombreuse des colonies de *Calotermes flavicollis*. Les expériences ont été faites à Banyuls-sur-Mer avec des animaux prélevés directement dans leur milieu. La difficulté qu'on éprouve à les conserver longtemps en bon état, hors des colonies, rend nécessaire le renouvellement fréquent du matériel. Une étude complète du comportement des soldats serait donc assez longue, et l'on s'est limité, ici, aux expériences qui paraissaient les plus intéressantes.

1° Réactivité à l'égard des larves. — Les soldats ont un seuil de réactivité assez élevé (fig. 47). Il faut un groupe stimulant de 20 larves pour obtenir un résultat qui n'est significatif qu'au seuil de $P = .05$

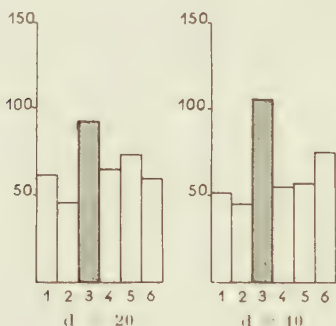


FIG. 47.

Réactivité des soldats envers les larves.

En ordonnée : le nombre de passages effectués par les réacteurs.

En abscisse : les différentes zones de l'appareil.

3 : zone où se trouve le groupe stimulant.

d : densité du groupe stimulant.

($t = 2,18$). Si l'on double le nombre des individus composant la source attractive, la réactivité ne change pas et le test de Student ($t = 2,22$) reste au même seuil de signification (tableau 49). L'animal semble donc indifférent à l'accroissement du stimulus.

Quand on compare ces résultats à ceux donnés par les autres types de réacteurs, dans les mêmes conditions, on constate que les soldats sont ceux qui ont le seuil de réactivité le plus élevé et qui donnent donc les résultats les plus faibles.

2° Réactivité à l'égard des nymphes. — Les soldats paraissent plus sensibles à la présence des nymphes à longs fourreaux alaires (fig. 48). Ils réagissent nettement envers un groupe de 10 individus et donnent des résultats dont le $t = 3,24$ est situé au seuil de signification de $P = .01$. Mais, là encore, le comportement de l'animal ne varie pas quand on double la densité du groupe stimulant (tableau 50). Le test

TABLEAU 49

DENSITÉ DU GROUPE STIMULANT : LARVES	20	40
NOMBRE DE PASSAGES EFFECTUÉS PAR LES RÉACTEURS : SOLDATS	93	106
VARIATION INTERINDIVIDUELLE	1 2 4 8 10 5 3 2 7 10 4 4 5 3 3 4 6 8 3 1	7 4 1 6 6 5 3 12 4 1 3 8 7 2 5 4 10 0 2 16
ECART-TYPE	2,7	3,96
<i>t</i>	2,18 (P = .05)	2,22 (P = .05)

de Student ($t = 2,62$) est même légèrement inférieur au précédent; toutefois, la différence n'est pas significative.

Envers les nymphes à longs fourreaux alaires, les soldats manifestent donc une réactivité plus forte qu'à l'égard des larves. Mais ils restent insensibles à l'accroissement du stimulus.

FIG. 48.

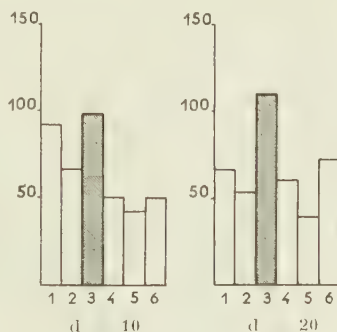
*Réactivité des soldats
envers les nymphes du dernier stade.*

En ordonnée : le nombre de passages effectués par les réacteurs.

En abscisse : les différentes zones de l'appareil.

3 : zone où se trouve le groupe stimulant.

d : densité du groupe stimulant.



3° *Réactivité à l'égard des soldats.* — C'est envers les individus de leur propre caste que les soldats réagissent avec le plus de netteté (fig. 49). Pour un groupe attractif de 10 sujets, le résultat est significatif au seuil de $P = .01$, avec $t = 3,76$ (tableau 51). Mais, lorsqu'on double le nombre des animaux composant la source stimulante, le

TABLEAU 50

DENSITÉ DU GROUPE STIMULANT : NYMPHES	10	20
NOMBRE DE PASSAGES EFFECTUÉS PAR LES RÉACTEURS : SOLDATS	99	110
VARIATION INTERINDIVIDUELLE	2 9 6 5 6 5 5 3 8 1 3 4 5 9 7 6 5 2 3 5	5 4 7 3 3 4 2 8 5 13 1 12 13 9 2 2 5 2 5 5
ECART-TYPE	2,23	3,7
<i>t</i>	3,24 (P .01)	2,62 (P .02)

réacteur ne semble plus attiré par ses semblables, et les résultats restent sans signification.

Cette absence de réponse envers un groupe stimulant de 20 indi-

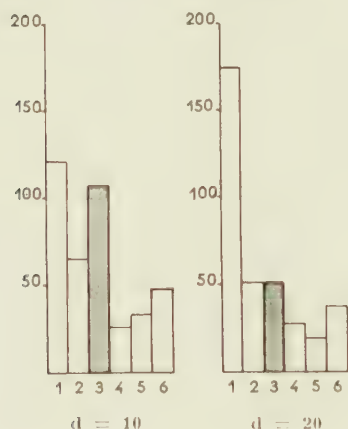


FIG. 49.

*Réactivité des soldats
envers les soldats.*

En ordonnée : le nombre de passages effectués par les réacteurs.

En abscisse : les différentes zones de l'appareil.

3 : zone où se trouve le groupe stimulant.

d : densité du groupe stimulant.

vidus est délicate à interpréter. Il peut s'agir, soit d'une indifférence résultant d'une modification du stimulus consécutive à une forte concentration, soit d'une répulsion provenant d'une trop forte stimulation. Mais rien ne permet d'opter, dans l'immédiat, pour l'un des termes de l'alternative.

TABLEAU 51

DENSITÉ DU GROUPE STIMULANT : SOLDATS	10	20
NOMBRE DE PASSAGES EFFECTUÉS PAR LES RÉACTEURS : SOLDATS	107	51
VARIATION INTERINDIVIDUELLE	2 6 4 10 6 6 9 7 3 4 5 6 3 2 4 5 4 5 5 11	1 3 2 1 4 0 1 3 2 4 3 1 4 2 11 2 3 4
ECART-TYPE	2,43	
<i>t</i>	3,71 (P = .01)	N. S.

RÉSUMÉ (table E).

Contrairement aux réacteurs des autres castes, le soldat paraît avoir un comportement très particulier (fig. 50).

D'une part, il a un seuil de réactivité très élevé et ne réagit qu'en présence d'un

TABLE E

 RÉACTIVITÉ DES SOLDATS
 A L'ÉGARD DE DIFFÉRENTES CASTES

DENSITÉ DU GROUPE STIMULANT	TYPE DE STIMULUS		
	L	N ₇	S
10		99 P = .01	107 P = .01
20	93 P = .05	110 P = .02	51 N. S.
40	106 P = .05		

L = larves. — N₇ = nymphes à longs fourreaux alaires. — S = soldats.

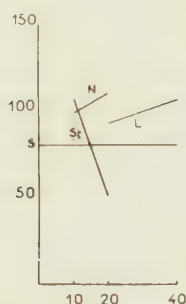


FIG. 50.

*Réactivité des soldats
envers différentes castes.*

En ordonnée : le nombre de passages effectués par les réacteurs.

En abscisse : densité du groupe stimulant.

L : réactivité envers les larves.

N : réactivité envers les nymphes.

St : réactivité envers les soldats.

S : ligne séparant les résultats significatifs (au-dessus) des résultats non significatifs (au-dessous).

groupe stimulus assez important. D'autre part, sauf en ce qui concerne les individus de sa propre caste, le soldat reste indifférent à l'accroissement du stimulus. Sa réponse semble être du type « tout ou rien ».

II. — ÉTUDE DE LA STIMULATION

Dans la première partie de ce chapitre, l'étude de la réactivité a été faite en observant le comportement d'un même réacteur, appartenant à une catégorie déterminée, en présence de stimulants variés constitués par des lots d'animaux pris dans les différentes castes. On a pu ainsi comparer entre eux et caractériser les différents types d'individus.

Dans l'étude de la stimulation, on analysera le pouvoir attractif d'une même caste sur des réacteurs variés, afin de voir l'importance du rôle de chaque caste dans la société.

1° Stimulation exercée par les larves au cours de l'intermue.

1° Stimulation exercée sur les larves. Les sujets larvaires, mis en présence de réacteurs de même type, exercent sur eux une forte stimulation (fig. 51). Un unique individu est capable d'attirer ses semblables de manière caractérisée. En groupe, les larves exercent une stimulation d'autant plus forte que le groupe est plus important (tableau 54). Les tests *t* de Student s'échelonnent de 2,27, pour un seul sujet, à 9,62 pour un ensemble de 20 animaux.

Il n'a pas été possible de rechercher le maximum de stimulation exercée par les larves dans les conditions de l'expérimentation. Rappelons, en effet, que l'olfactomètre est posé sur des tubes dont l'un contient la source attractive située à 1,5 cm de la grille où circule le réacteur. Une augmentation trop importante du groupe expérimental provoque un entassement des animaux en hauteur, ce qui les rapproche de l'appareil et modifie les conditions de la stimulation.

TABLEAU 52

DENSITÉ DU GROUPE STIMULANT : LARVES	1	5	10	15	20
NOMBRE DE PASSAGES EFFECTUÉS PAR LES RÉACTEURS : LARVES	86	142	183	170	228
SEUIL DE SIGNIFICATION	P = .05	P = .01	P = .01	P = .01	P = .01

FIG. 51.

Stimulation exercée par les larves sur les larves.

En ordonnée : le nombre de passages effectués par les réacteurs.

En abscisse : densités du groupe stimulant.

FIG. 52.

Stimulation exercée par les larves sur les nymphes du dernier stade en intermue.

En ordonnée : le nombre de passages effectués par les réacteurs.

En abscisse : densités du groupe stimulant.

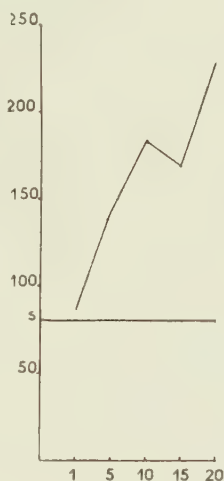


FIG. 51.



FIG. 52.

2° *Stimulation exercée sur les nymphes.* — a) SUR LES NYMPHES EN INTERMUE. — Les groupes stimulants constitués d'individus larvaires exercent une attraction plus faible sur les nymphes à longs fourreaux alaires (fig. 52). La présence d'un seul individu ne provoque aucune réaction de la part des réacteurs. Mais pour les densités supérieures, la stimulation reste tout de même élevée, et les valeurs prises par le *t* de Student varient de 2,69 à 5,35 selon l'importance de la source attractive (tableau 53). Elles atteignent les mêmes seuils de signification que les valeurs précédentes.

On notera cependant que, pour des stimulations faibles (densités 1, 5 et 10), les attractions exercées sur les larves et sur les nymphes sont significativement différentes.

TABLEAU 53

DENSITÉ DU GROUPE STIMULANT : LARVES	5	10	15	20
NOMBRE DE PASSAGES EFFECTUÉS PAR LES RÉACTEURS : NYMPHES	102	110	166	207
SEUIL DE SIGNIFICATION	$P = .01$	$P = .01$	$P = .01$	$P = .01$

b) SUR LES NYMPHES EN MUE IMAGINALE. — La stimulation exercée sur les nymphes en voie de mue imaginale est beaucoup plus faible. Il faut un groupe de 10 animaux pour attirer les sujets subissant

TABLEAU 54

DENSITÉ DU GROUPE STIMULANT : LARVES	10	20
NOMBRE DE PASSAGES EFFECTUÉS PAR LES RÉACTEURS : NYMPHES EN MUE		
Première phase	85 ($P = .10$)	97 ($P = .01$)
Deuxième phase	78 (N. S.)	95 ($P = .01$)

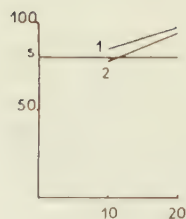


FIG. 53.

*Stimulation exercée par les larves
sur les nymphes en mue imaginale.*

En ordonnée : le nombre de passages effectués par les réacteurs.

En abscisse : densité du groupe stimulant.

1 : stimulation exercée sur les nymphes en mue 1^{re} phase.

2 : stimulation exercée sur les nymphes en mue 2^e phase.

S : ligne séparant les résultats significatifs (au-dessus) des résultats non significatifs (au-dessous).

la première phase de la mue, et les résultats ne sont significatifs qu'au seuil de $P = .10$. Le comportement des réacteurs ne change pas quand on double la densité du groupe stimulant (tableau 54). Les individus subissant la deuxième phase de la mue ne sont sensibles qu'à une stimulation provenant d'un groupe de 20 larves (fig. 53).

3° *Stimulation exercée sur les imagos.* — Après la mue imaginale, les ailés blancs sont peu sensibles à la présence des individus larvaires. Ceux-ci exercent une stimulation très faible mais néanmoins

FIG. 54.

Stimulation exercée par les larves sur les imagos.

En ordonnée : le nombre de passages effectués par les réacteurs.

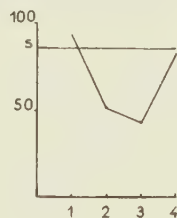
En abscisse : densité du groupe stimulant.

1 : stimulation exercée sur les ailés blancs.

2 : stimulation exercée sur les ailés gris.

3 : stimulation exercée sur les ailés avant } le vol.

4 : stimulation exercée sur les ailés après }



S : ligne séparant les résultats significatifs (au-dessus) des résultats non significatifs (au-dessous).

significative. Par contre, ils sont sans action sur les ailés gris, et cette absence d'influence subsiste à l'égard des ailés pigmentés ayant ou non accompli leur vol nuptial (tableau 55, fig. 54).

TABLEAU 55

TYPE D'INDIVIDUS STIMULÉS	APRÈS LA MUE		AVANT LE VOL		APRÈS LE VOL	
	Ailés blancs	Ailés gris	♂	♀	♂	♀
NOMBRE DE PASSAGES EFFECTUÉS PAR LES RÉACTEURS	47/10	51	42	44	83	62
SEUIL DE SIGNIFICATION	P = .05	N. S.	N. S.	N. S.	N. S.	N. S.

47/10 = 47 passages obtenus avec 10 réacteurs.

4° *Stimulation exercée sur les reproducteurs néoténiques.* — Les sujets larvaires exercent sur les reproducteurs néoténiques une stimulation bien supérieure à celle qu'ils exercent sur les représentants des autres castes (fig. 55). La présence d'une seule larve suffit pour attirer fortement les sexués néoténiques, et les résultats obtenus pour les différentes densités de groupement sont tous supérieurs à ceux qui sont donnés par les autres types de réacteurs (tableau 56).

On remarquera que la stimulation varie : d'une part, en fonction de l'importance du groupe attractif; d'autre part, avec le sexe des réacteurs : elle semble plus forte à l'égard des femelles qu'envers les mâles dans le cas des faibles densités de groupement (1, 5 et 10 individus).

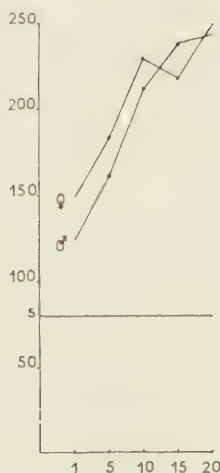


FIG. 55.

*Stimulation exercée par les larves
sur les reproducteurs néoténiques.*

En ordonnée : le nombre de passages effectués
par les réacteurs.

En abscisse : densité du groupe stimulant.

S : ligne séparant les résultats significatifs
(au-dessus) des résultats non significatifs
(au-dessous).

TABLEAU 56

TYPE D'INDIVIDUS STIMULÉS	DENSITÉ DU GROUPE STIMULANT				
	1	5	10	15	20
NÉOTÉNIQUES :					
Mâles	123	161	211	237	242
Femelles	148	183	223	217	249
SEUIL DE SIGNIFICATION	P = .01	P = .01	P = .01	P = .01	P = .01

5° *Stimulation exercée sur les soldats.* — La stimulation exercée sur les soldats par les sujets larvaires est très faible (fig. 56). Il faut un groupe stimulant de 20 individus pour provoquer une attraction caractérisée dont le résultat est significatif au seuil de $P = .05$. Cette stimulation n'est pas proportionnelle à la densité de la source attrac-

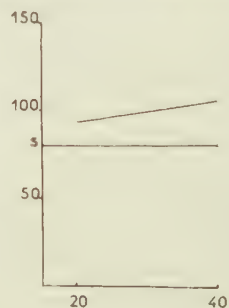
FIG. 56.

*Stimulation exercée par les larves
sur les soldats.*

En ordonnée : le nombre de passages effectués
par les réacteurs.

En abscisse : densité du groupe stimulant.

S : ligne séparant les résultats significatifs
(au-dessus) des résultats non significatifs
(au-dessous).



tive. Celle-ci, doublée, n'entraîne qu'une faible augmentation des valeurs mesurant la réponse des réacteurs. Cette différence de stimulation exercée par les deux types de groupement n'est pas significative.

RÉSUMÉ (table F).

On voit donc que la stimulation exercée par les sujets de type larvaire est très variable selon la caste du réacteur. Elle est très élevée sur les larves, les nymphes et les reproducteurs néoténiques; faible sur les individus proches de la mue imaginale et sur les soldats; nulle en ce qui concerne les imagos ailés pigmentés (fig. 57).

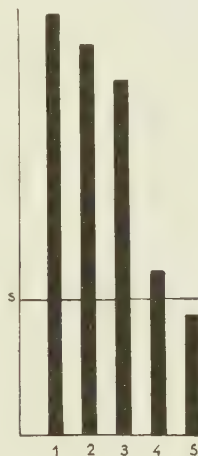
Fig. 57.

*Stimulation exercée par les larves
sur les différentes castes.*

En abscisse :

- 1 : stimulation exercée sur les néoténiques.
- 2 : stimulation exercée sur les larves.
- 3 : stimulation exercée sur les nymphes.
- 4 : stimulation exercée sur les nymphes en mue et les soldats.
- 5 : stimulation exercée sur les ailés pigmentés.

S : ligne séparant les résultats significatifs (au-dessus) des résultats non significatifs (au-dessous).



2° Stimulation exercée par les nymphes.

A. — NYMPHES A COURTS FOURREAUX ALAIRES

Stimulation exercée sur les larves. — Les nymphes à courts fourreaux alaires exercent sur les larves une très forte stimulation (tableau 57). La présence d'un seul individu suffit pour attirer le réacteur de façon caractéristique. L'attractivité croît quand on augmente l'importance du groupe stimulant.

Si l'on compare la stimulation exercée par les larves et par les nymphes à courts fourreaux alaires sur les sujets larvaires (fig. 58), on voit que les valeurs obtenues sont du même ordre de grandeur dans les deux cas.

Une étroite ressemblance paraît donc exister entre les larves et les nymphes à courts fourreaux alaires qui provoquent des réponses identiques chez les réacteurs larvaires.

TABLE F
STIMULATION EXERCÉE PAR LES LARVES EN PÉRIODE D'INTERMUE
SUR DIFFÉRENTS TYPES DE RÉACTEURS

DENSITÉ DU GROUPE STIMULANT	TYPE D'INDIVIDUS STIMULÉS									
	L	N7	N. EN MUE IMAGINALE		AILÉS				REPRODUCTEURS	
			1	2	Après la mue	Avant le vol	Après le vol	Après le vol	Néoténiques	S
					Ailés blancs	♂	♀	♂	♀	
1	86 P = .05									
								123 P = .01	148 P = .01	
5	142 P = .01	102 P = .01						161 P = .01	183 P = .01	
10	183 P = .01	110 P = .01	85 P = .10	78 N. S.				211 P = .01	228 P = .01	
15	170 P = .01	166 P = .01						237 P = .01	217 P = .01	
20	228 P = .01	207 P = .01	97 P = .01	95 P = .01	47/10 P = .05	42 N. S.	44 N. S.	83 N. S.	62 N. S.	93 P = .05
40										106 P = .05

L = larves. — N7 = nymphes à longs fourreaux alaires. — Nymphes en mue imaginale : 1 = première phase; 2 = deuxième phase. — S = soldats. — N. S. = non significatif.

TABLEAU 57

DENSITÉ DU GROUPE STIMULANT : Nc	1	5	10	15	20
NOMBRE DE PASSAGES EFFECTUÉS PAR LES RÉACTEURS : LARVES	80	130	187	175	214
SEUIL DE SIGNIFICATION	P = .05	P = .01	P = .01	P = .01	P = .01

Nc = nymphes à courts fourreaux alaires.

FIG. 58.

*Stimulation exercée par les larves
et par les nymphes à courts fourreaux
sur les larves.*

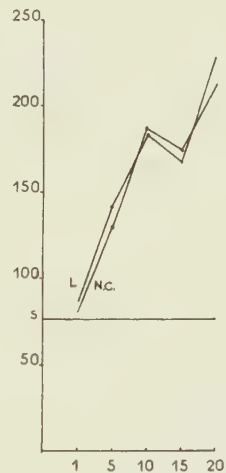
En ordonnée : le nombre de passages effectués
par les réacteurs.

En abscisse : densité du groupe stimulant.

L : stimulation exercée par les larves.

Nc. : stimulation exercée par les nymphes à
courts fourreaux.

S : ligne séparant les résultats significatifs
(au-dessus) des résultats non significatifs
(au-dessous).



B. — NYMPHES A LONGS FOURREAUX ALAIRES

1° Au cours de l'intermue.

1° Stimulation exercée sur les larves. — Les nymphes du dernier stade exercent une stimulation beaucoup plus faible que les sujets larvaires. Un unique individu ne suffit pas pour provoquer un comportement caractérisé du réacteur. Il faut un minimum de 5 nymphes pour exercer une attraction qui n'est significative qu'au seuil de $P = .10$. La stimulation est une fonction linéaire du nombre d'individus composant le groupe attractif (tableau 58).

TABLEAU 58

DENSITÉ DU GROUPE STIMULANT : N7	1	5	10	15	20
NOMBRE DE PASSAGES EFFECTUÉS PAR LES RÉACTEURS : LARVES		82	115	154	186
SEUIL DE SIGNIFICATION		P = .10	P = .01	P = .01	P = .01

N7 = nymphes à longs fourreaux alaires.

Quand on compare la stimulation qu'exercent les larves et les nymphes sur les réacteurs larvaires, on constate que les premières ont un pouvoir attractif plus grand, quelle que soit la densité du groupe stimulant (fig. 59).

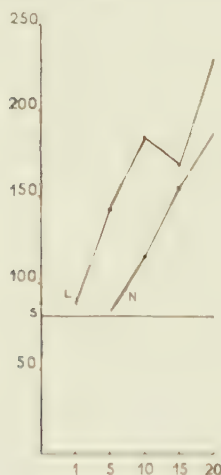


FIG. 59.

*Stimulation exercée par les larves
et les nymphes du dernier stade
sur les larves.*

En ordonnée : le nombre de passages effectué par les réacteurs.

En abscisse : densité du groupe stimulant.

L : stimulation exercée par les larves.

N : stimulation exercée par les nymphes du dernier stade.

S : ligne séparant les résultats significatifs (au-dessus) des résultats non significatifs (au-dessous).

2° *Stimulation exercée sur les nymphes.* — Sur les nymphes à courts fourreaux alaires, la stimulation est du même ordre de grandeur que celle qui est exercée sur les larves (fig. 60). Les valeurs obtenues dans les deux cas ne sont pas significativement différentes. La stimulation varie donc linéairement, là encore, en fonction de la densité du groupe stimulant (tableau 59).

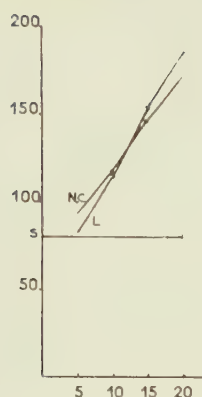


FIG. 60.

*Stimulation exercée
par les nymphes du dernier stade
sur les larves et sur les nymphes
à courts fourreaux.*

En ordonnée : le nombre de passages effectués par les réacteurs.

En abscisse : densité du groupe stimulant.

L : stimulation exercée sur les larves.

Nc. : stimulation exercée sur les nymphes à courts fourreaux.

S : ligne séparant les résultats significatifs (au-dessus) des résultats non significatifs (au-dessous).

TABLEAU 59

DENSITÉ DU GROUPE STIMULANT : N7	5	10	15	20
NOMBRE DE PASSAGES EFFECTUÉS PAR LES RÉACTEURS : Nc	93	117	146	172
SEUIL DE SIGNIFICATION	P = .05	P = .01	P = .01	P = .01

N7 = nymphes à longs fourreaux alaires.

Nc = nymphes à courts fourreaux alaires.

Sur les nymphes à longs fourreaux alaires, la stimulation exercée est plus forte que dans les deux cas précédents, sauf pour la densité 20 (tableau 60). Elle est également plus forte que la stimulation exercée par les larves sur ce même type de réacteur dans le cas des faibles densités de groupement (fig. 61).

TABLEAU 60

DENSITÉ DU GROUPE STIMULANT : N7	5	10	15	20
NOMBRE DE PASSAGES EFFECTUÉS PAR LES RÉACTEURS : N7	120	129	167	153
SEUIL DE SIGNIFICATION	P = .01	P = .01	P = .01	P = .01

N7 = nymphes à longs fourreaux alaires.

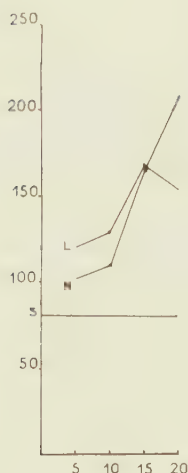


FIG. 61.

*Stimulation exercée par les larves
et par les nymphes du dernier stade
sur les nymphes de même type.*

En ordonnée : le nombre de passages effectués par les réacteurs.

En abscisse : densité du groupe stimulant.

L : stimulation exercée par les larves.

N : stimulation exercée par les nymphes du dernier stade.

S : ligne séparant les résultats significatifs (au-dessus) des résultats non significatifs (au-dessous).

3° Stimulation exercée sur les imagos. - Les nymphes du dernier stade semblent n'exercer aucune stimulation sur les imagos non reproducteurs (fig. 62). Avant comme après le vol, les ailés mâles et femelles ne manifestent pas de réactivité caractérisée à leur égard (tableau 61).

Il n'a pas été possible d'étudier le pouvoir attractif des nymphes

FIG. 62.

*Stimulation exercée par les nymphes du dernier stade
sur les ailés.*

En ordonnée : le nombre de passages effectués par les réacteurs.

En abscisse :

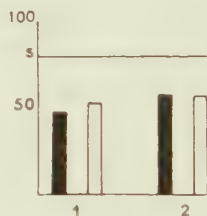
1 : stimulation exercée sur les ailés avant le vol.

2 : stimulation exercée sur les ailés après le vol.

■ Stimulation exercée sur les ailés ♂.

□ Stimulation exercée sur les ailés ♀.

S : ligne séparant les résultats significatifs (au-dessus) des résultats non significatifs (au-dessous).



sur les imagos reproducteurs. La fragilité de ces derniers et la faible quantité d'individus dont nous disposons nous a contraints à limiter le nombre des expériences.

4° Stimulation exercée sur les reproducteurs néoténiques. - Elle est plus forte que la stimulation exercée sur les larves ou les nymphes, mais il faut remarquer qu'elle n'est significative qu'à partir d'un groupe stimulant de 10 individus. Elle semble s'exercer plus fortement sur les mâles que sur les femelles. Mais les différences entre les

TABLEAU 61

TYPE D'INDIVIDUS STIMULÉS : AILÉS	AVANT LE VOL		APRÈS LE VOL	
	♂	♀	♂	♀
RÉSULTATS DE LA STIMULATION	48	53	58	57
SEUIL DE SIGNIFICATION	N. S.	N. S.	N. S.	N. S.

valeurs obtenues, pour une même densité, ne sont pas significatives (tableau 62).

Si l'on compare la stimulation exercée par les nymphes à celle qu'exercent les larves sur les mêmes types de réacteurs (fig. 63), on

TABLEAU 62

DENSITÉ DU GROUPE STIMULANT : N7	1	5	10	15	20
NOMBRE DE PASSAGES EFFECTUÉS PAR LES RÉACTEURS NÉOTÉNIQUES :					
Mâles	59	68	136	162	193
Femelles	63	76	110	146	169
SEUIL DE SIGNIFICATION	N. S.	N. S.	P = .01	P = .01	P = .01

constate que, là encore, les groupes constitués d'individus larvaires exercent une attraction beaucoup plus forte que les groupes de nymphes sur les reproducteurs néoténiques, quel que soit leur sexe.

5° Stimulation exercée sur les soldats. — La stimulation exercée par les nymphes du dernier stade sur les soldats est faible. Les résultats ne sont caractéristiques que pour un groupe attractif minimum de 10 individus; ils ne sont pas significativement différents quand on double l'importance de la source stimulante (tableau 63).

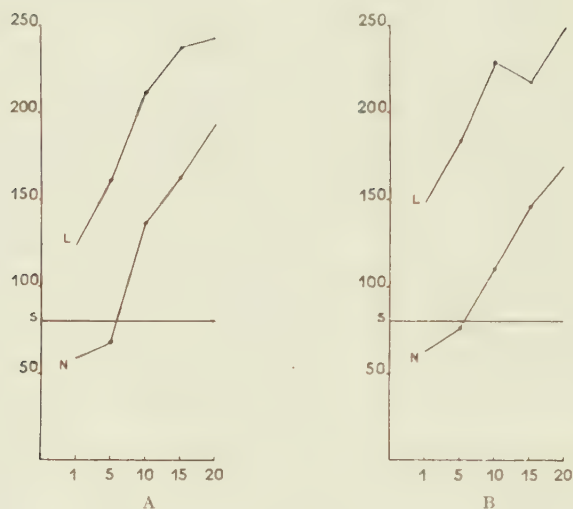


FIG. 63. — *Stimulation exercée par les larves et les nymphes du dernier stade sur les reproducteurs néoténiques.*

En ordonnée : le nombre de passages effectués par les réacteurs.

En abscisse : densités du groupe stimulant.

A : stimulation exercée sur les néoténiques ♂.

B : stimulation exercée sur les néoténiques ♀.

L : stimulation exercée par les larves.

N : stimulation exercée par les nymphes du dernier stade.

S : ligne séparant les résultats significatifs (au-dessus) des résultats non significatifs (au-dessous).

La comparaison des valeurs obtenues avec des groupes attractifs de larves et de nymphes montre que la stimulation est équivalente dans les deux cas (fig. 64).

TABLEAU 63

DENSITÉ DU GROUPE STIMULANT : N7	10	20
NOMBRE DE PASSAGES EFFECTUÉS PAR LES RÉACTEURS : SOLDATS	99	110
SEUIL DE SIGNIFICATION	P = .01	P = .02

FIG. 64.

*Stimulation exercée par les larves
et les nymphes du dernier stade
sur les soldats.*

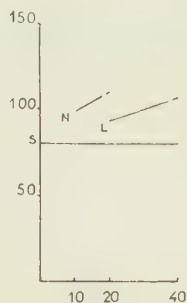
En ordonnée : le nombre de passages effectués par les réac-
teurs.

En abscisse : densité du groupe stimulant.

L : stimulation exercée par les larves.

N : stimulation exercée par les nymphes du dernier
stade.

S : ligne séparant les résultats significatifs (au-dessus) des
résultats non significatifs (au-dessous).



2° Au cours de la mue imaginale.

1° Stimulation exercée sur les larves. — Les nymphes subissant la première phase de la mue imaginale exercent une faible stimulation sur les larves. Il faut un groupe attractif de 10 individus au moins pour provoquer une réactivité qui n'est significative qu'au seuil

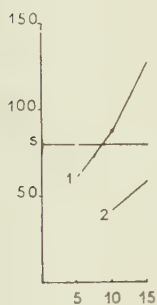


FIG. 65.

*Stimulation exercée par les nymphes en mue imaginale
sur les larves.*

En ordonnée : le nombre de passages effectués par les réac-
teurs.

En abscisse : densité du groupe stimulant.

1 : stimulation exercée par les nymphes en mue
1^{re} phase.

2 : stimulation exercée par les nymphes en mue
2^e phase.

S : ligne séparant les résultats significatifs (au-dessus) des
résultats non significatifs (au-dessous).

de $P = .05$. La stimulation augmente nettement quand on double l'importance de la source stimulante (fig. 65).

Quand elles traversent la deuxième phase de la mue, les nymphes semblent perdre toute action stimulante, et les résultats obtenus ne sont plus significatifs (table G).

2° Stimulation exercée sur les nymphes en mue imaginale. — Au cours de la première phase de la mue imaginale, les nymphes produisent une faible stimulation sur les individus de même type, subissant l'une ou l'autre phase de la mue. Bien que l'attraction produite sur les sujets de la première phase soit caractérisée par un test de Student plus élevé, la différence des résultats obtenus envers les représentants des deux phases n'est pas significative.

Quand elles subissent la deuxième phase de la mue imaginale, les nymphes ne semblent plus exercer de stimulation sur les animaux

de même type, quelle que soit la phase qu'ils traversent (table H).

Il semble donc que seules les nymphes traversant la première phase de la mue imaginaire soient capables d'exercer une stimulation sur leurs semblables.

RÉSUMÉ (tables G et H).

L'étude du rôle attractif des nymphes montre que :

— les sujets à courts fourreaux alaires semblent, par leur action, assez proches des individus de type larvaire;

— les animaux à longs fourreaux alaires exercent une forte stimulation sur les

TABLE H

STIMULATION EXERCÉE PAR LES NYMPHES EN MUE
SUR DIFFÉRENTS TYPES DE RÉACTEURS

STIMULATION EXERCÉE PAR							
DENSITÉ DU GROUPE STIMULANT	TYPE D'INDIVIDUS STIMULÉS	NYMPHES EN PREMIÈRE PHASE			NYMPHES EN DEUXIÈME PHASE		
		L	N. en mue		L	N. en mue	
			1 ^{re} phase	2 ^e phase		1 ^{re} phase	2 ^e phase
5		61 N. S.					
10		87 P = .05	94 P = .01	71 N. S.	42 N. S.	93 P = .02	73 N. S.
20		127 P = .01			59 N. S.		

L = larves. — N. en mue = nymphes en mue.

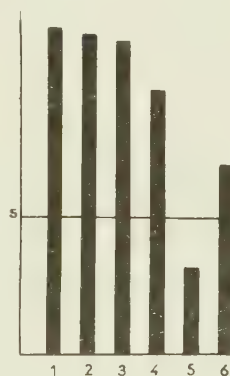
FIG. 66.

*Stimulation exercée par les nymphes du dernier stade
sur les différentes castes.*

En abscisse :

- 1 : stimulation exercée sur les néoténiques.
- 2 : stimulation exercée sur les larves.
- 3 : stimulation exercée sur les nymphes à courts fourreaux alaires.
- 4 : stimulation exercée sur les nymphes à longs fourreaux alaires.
- 5 : stimulation exercée sur les ailés.
- 6 : stimulation exercée sur les soldats.

S : ligne séparant les résultats significatifs (au-dessus) des résultats non significatifs (au-dessous).



larves, sur leurs semblables à courts ou à longs fourreaux, et sur les reproducteurs néoténiques; leur action, très faible à l'égard des soldats, est nulle envers les imagos ailés ayant ou non accompli leur vol nuptial (fig. 66);

— dans l'ensemble, la stimulation exercée par les nymphes est inférieure à celle qui provient des larves. Elle semble cesser quand les animaux traversent la deuxième phase de la mue imaginale.

3° Stimulation exercée par les imagos.

A. — IMAGOS AILÉS AVANT LE VOL NUPTIAL

1° Stimulation exercée sur les larves. Avant le vol nuptial, les imagos ailés n'exercent qu'une très faible attraction sur les larves (fig. 67). Il faut un minimum de 20 individus pour obtenir un résultat

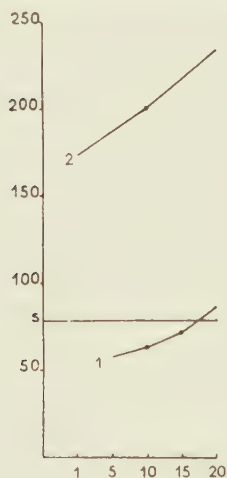


FIG. 67.

Stimulation exercée par les ailés avant et après le vol nuptial sur les larves.

En ordonnée : le nombre de passages effectués par les réacteurs.

En abscisse : densité du groupe stimulant.

1 : stimulation exercée par les ailés avant le vol.

2 : stimulation exercée par les ailés après le vol.

S : ligne séparant les résultats significatifs (au-dessus) des résultats non significatifs (au-dessous).

qui n'est significatif qu'au seuil de $P = .10$ envers les mâles et $P = .05$ à l'égard des femelles. La présence de couples n'entraîne pas de modification dans le comportement des réacteurs. Il faut 10 couples, soit 20 animaux, pour obtenir une réponse caractéristique qui est équivalente à celle qu'induisent les mâles ou les femelles séparément (tableau 64).

TABLEAU 64

DENSITÉ DU GROUPE STIMULANT : AILÉS AVANT LE VOL	5	10	15	20	5 couples	10 couples
TYPE DE STIMULUS :						
Ailés mâles	60	62	68	78 ($P = .10$)	61	92 ($P = .10$)
Ailés femelles	58	63	71	87 ($P = .05$)		

2^o *Stimulation exercée sur les nymphes du dernier stade.* — Les ailés des deux sexes ne semblent pas exercer de stimulation sur les nymphes à longs fourreaux alaires (fig. 68). Quelle que soit la densité du groupe stimulant, aucun des résultats obtenus n'est significatif (tableau 65).

TABLEAU 65

DENSITÉ DU GROUPE STIMULANT : AILÉS AVANT LE VOL	5	10	15	20	5 couples	10 couples
TYPE DE STIMULUS						
Ailés mâles	57	55	58	64	61	65
Ailés femelles	54	58	62	59		

FIG. 68.

Stimulation exercée par les ailés avant le vol sur les larves et les nymphes du dernier stade.

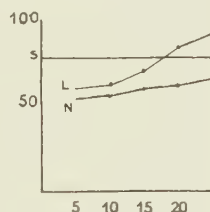
En ordonnée : le nombre de passages effectués par les réacteurs.

En abscisse : densité du groupe stimulant.

L : stimulation exercée sur les larves.

N : stimulation exercée sur les nymphes du dernier stade.

S : ligne séparant les résultats significatifs (au-dessus) des résultats non significatifs (au-dessous).



3^o *Stimulation exercée sur les imagos ailés.* — Envers les individus des deux sexes de leur propre catégorie, les ailés mâles et femelles ne paraissent pas attractifs. Les expériences faites avec des groupes stimulants de 20 individus ne donnent pas de résultats significatifs.

Ainsi, avant d'accomplir leur vol nuptial, les imagos ailés des deux sexes n'exercent de stimulation que sur les larves. Cette action est d'ailleurs très faible et n'est caractéristique que pour un groupe de 20 animaux (fig. 68).

B. — IMAGOS AILÉS APRÈS LE VOL NUPTIAL

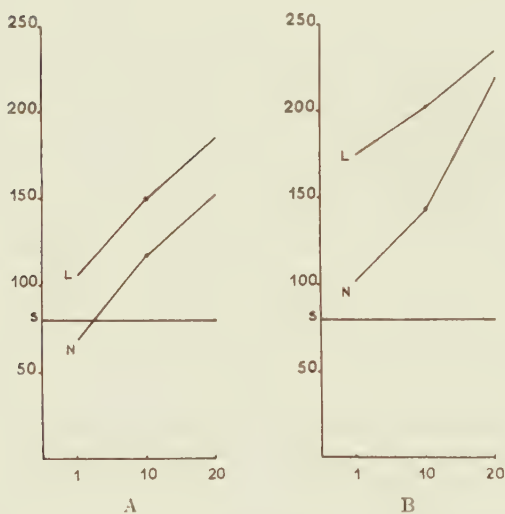
1^o *Stimulation exercée sur les larves.* — Après le vol nuptial, les imagos ailés exercent une très forte attraction sur les larves. Il suffit d'un seul individu mâle ou femelle pour provoquer une réactivité hautement significative au seuil de $P = .01$. La stimulation augmente linéairement avec l'importance de la source stimulante. On remarque, d'autre part, que le pouvoir attractif des femelles est beaucoup plus fort que celui des mâles (tableau 66).

TABLEAU 66

DENSITÉ DU GROUPE STIMULANT : AILÉS APRÈS LE VOL	1	10	20
TYPE DE STIMULUS			
Ailés mâles	106 (P = .01)	150 (P = .01)	185 (P = .01)
Ailés femelles	174 (P = .01)	201 (P = .01)	234 (P = .01)

La comparaison de l'influence exercée sur les larves par les imagos ailés avant et après le vol (fig. 69) montre bien le changement qui s'opère, chez ces animaux, au moment de l'essaimage.

FIG. 69.



Stimulation exercée par les ailés après le vol nuptial sur les larves et les nymphes du dernier stade.

En ordonnée : le nombre de passages effectués par les réacteurs.
En abscisse : densité du groupe stimulant.

A : stimulation exercée par les ailés ♂.

B : stimulation exercée par les ailés ♀.

L : stimulation exercée sur les larves.

N : stimulation exercée sur les nymphes du dernier stade.

S : ligne séparant les résultats significatifs (au-dessus) des résultats non significatifs (au-dessous).

2° *Stimulation exercée sur les nymphes du dernier stade.* — La stimulation exercée sur les nymphes à longs fourreaux alaires n'est pas caractérisée quand elle provient d'un individu mâle unique; elle n'est significative qu'au seuil de $P = .02$ pour une seule femelle. Cepen-

TABLEAU 67

DENSITÉ DU GROUPE STIMULANT : AILÉS APRÈS LE VOL	1	10	20
TYPE DE STIMULUS			
Ailés mâles	68 (N. S.)	117 (P = .01)	152 (P = .01)
Ailés femelles	102 (P = .02)	143 (P = .01)	218 (P = .01)

nant, elle reste assez élevée et varie, comme dans le cas précédent, en fonction de l'importance du groupe attractif (tableau 67). On constate, là encore, que la stimulation exercée par les femelles est plus forte que celle qui provient des mâles.

On voit qu'après le vol nuptial les imagos ailés attirent moins les nymphes du dernier stade (fig. 69) que les larves.

3° *Stimulation exercée sur les imagos ailés.* — Après l'essaimage, les imagos ailés exercent, sur les individus de leur propre catégorie, une stimulation liée au sexe. Les mâles ne semblent pas attractifs pour leurs semblables, quel que soit le sexe de ces derniers. Les femelles, par contre, sont attractives. Elles ont une faible influence sur les mâles qui ne réagissent qu'à un groupe de 20 individus et ne donnent des résultats significatifs qu'au seuil de $P = .10$. Leur action stimulante est plus nette envers les femelles dont le comportement, en présence d'une ailée unique, donne une valeur significative au seuil de $P = .02$. Mais le résultat ne change pas quand la source stimulante est composée de 20 animaux (tableau 68).

TABLEAU 68

DENSITÉ DU GROUPE STIMULANT : AILÉS APRÈS LE VOL	1		20	
	Mâle	Femelle	Mâles	Femelles
NOMBRE DE PASSAGES DES RÉACTEURS :				
Ailés mâles			34/10 (N. S.)	41/10 (N. S.)
Ailés femelles	41/10 (N. S.)	51/10 ($P = .02$)	56/10 ($P = .10$)	51/10 ($P = .02$)

FIG. 70.

*Stimulation exercée par les ailés,
avant et après le vol, sur différentes castes.*

En abscisse :

- 1 : stimulation exercée sur les larves.
- 2 : stimulation exercée sur les nymphes.
- 3 : stimulation exercée sur les ailés.

■ : stimulation exercée avant le vol.

□ : stimulation exercée après le vol.

S : ligne séparant les résultats significatifs
(au-dessus) des résultats non significatifs
(au-dessous).



Ainsi, les ailés des deux sexes qui, avant le vol nuptial, n'avaient qu'une action très faible, limitée d'ailleurs aux larves, exercent, après l'essaimage, une forte stimulation sur les individus larvaires et sur les nymphes. A l'égard des représentants de leur propre catégorie, leur influence, qui était nulle, se manifeste alors faiblement (fig. 70).

Le vol nuptial semble donc correspondre à une période où s'opère, chez les imagos, de profonds changements qui modifient leurs relations avec la société.

C. — IMAGOS REPRODUCTEURS

1° Stimulation exercée sur les larves. — Devenus reproducteurs, les imagos semblent ne plus exercer qu'une faible stimulation sur les larves (fig. 71). Les mâles ne sont plus attractifs même en groupe de 15 individus. La femelle unique ne provoque plus, par sa présence, qu'une réactivité significative au seuil de $P = .10$. Envers les femelles groupées en lots de 10 ou 15 sujets, la réactivité change peu et sa signification n'atteint que le seuil de $P = .05$ (tableau 69).

TABLEAU 69

DENSITÉ DU GROUPE STIMULANT : IMAGOS REPRODUCTEURS	1	10	20
TYPE DE STIMULUS			
Imagos mâles	56 (N. S.)	63 (N. S.)	59 (N. S.)
Imagos femelles . . .	74 ($P = .10$)	78 ($P = .05$)	100 ($P = .05$)

2° Stimulation exercée sur les nymphes du dernier stade. La stimulation exercée par les reproducteurs est encore plus faible à l'égard des nymphes à longs fourreaux alaires. Les mâles en groupes de 15 ou 20 animaux ne sont plus attractifs. Les femelles ne pro-

TABLEAU 70

DENSITÉ DU GROUPE STIMULANT : IMAGOS REPRODUCTEURS	15	20
TYPE DE STIMULUS		
Imagos mâles	25 (N. S.)	32 (N. S.)
Imagos femelles . . .	19 (N. S.)	39 ($P = .05$)

Les valeurs figurant au tableau 72 résultent d'expériences faites avec 10 réacteurs seulement.

duisent une stimulation qu'en groupe de 20 et les résultats obtenus ne sont significatifs qu'au seuil de $P = .05$ (tableau 70).

La comparaison de ces résultats aux précédents montre que si les

FIG. 71.

*Stimulation exercée
par les imagos reproducteurs
sur les larves
et les nymphes du dernier stade.*

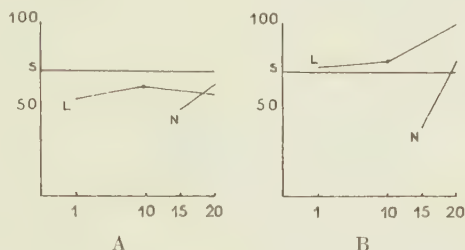
En ordonnée : le nombre de passages effectués par les réacteurs.

En abscisse : densité du groupe stimulant.

A : stimulation exercée par les ♂. — L : stimulation exercée sur les larves.

B : stimulation exercée par les ♀. — N : stimulation exercée sur les nymphes.

S : ligne séparant les résultats significatifs (au-dessus) des résultats non significatifs (au-dessous).



imagos reproducteurs mâles sont sans action sur les larves et les nymphes, les femelles ont plus d'influence sur les premières que sur les secondes (fig. 71).

3° *Stimulation exercée sur les imagos reproducteurs.* — L'étude de l'attraction produite par les imagos reproducteurs sur les individus de la même caste montre que les mâles n'exercent aucune stimulation sur leurs semblables des deux sexes. Une femelle unique provoque, chez les réacteurs des deux sexes, une réactivité qui est significative au seuil de $P = .10$. Mais la réactivité devient non significative à l'égard des groupements de 15 animaux, quel que soit leur sexe (tableau 71).

TABLEAU 71

DENSITÉ DU GROUPE STIMULANT : IMAGOS REPRODUCTEURS	1		15	
	♂	♀	♂	♀
NOMBRE DE PASSAGES DES RÉACTEURS				
Imagos mâles			33/10 (N. S.)	32/10 (N. S.)
Imagos femelles . . .	106 (P = .10)	99 (P = .10)	45/10 (N. S.)	57/10 (N. S.)

Quand ils sont devenus reproducteurs, les imagos conservent donc le pouvoir stimulant qu'ils avaient acquis au moment du vol nuptial. Mais leur influence devient très faible à l'égard des larves et plus encore envers les nymphes. Par contre, ils exercent une stimulation plus forte sur les femelles de même catégorie, puisque celles-ci réagissent à la présence d'un seul individu, quel que soit son sexe (fig. 72).

Fig. 72.

Stimulation exercée par les imagos après le vol et les reproducteurs sur les larves, les nymphes et leurs semblables.

En abscisse :

- 1 : stimulation exercée sur les larves.
- 2 : stimulation exercée sur les nymphes.
- 3 : stimulation exercée sur un reproducteur ♂.
- 4 : stimulation exercée sur un reproducteur ♀.
- : stimulation exercée par les imagos après le vol.
- : stimulation exercée par les imagos reproducteurs.



S : ligne séparant les résultats significatifs (au-dessus) des résultats non-significatifs (au-dessous).

RÉSUMÉ (table I).

L'étude du comportement social des imagos montre que leur action olfactive est liée à trois stades de leur développement (fig. 73) :

— Avant le vol nuptial, les imagos ailés sont peu attractifs et n'exercent de stimulation que sur les larves. L'attraction sexuelle ne se manifeste pas encore.

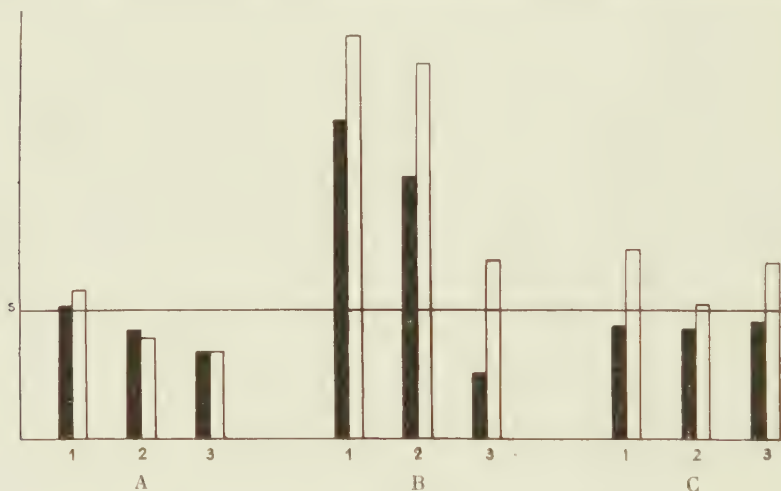


Fig. 73. — *Stimulation exercée par les imagos des différents stades sur les larves, les nymphes et leurs semblables.*

En abscisse :

- 1 : stimulation exercée sur les larves.
- 2 : stimulation exercée sur les nymphes.
- 3 : stimulation exercée sur les aîlés.
- A : stimulation exercée avant le vol.
- B : stimulation exercée après le vol.
- C : stimulation exercée par les reprod.
- : stimulation exercée par les ♂.
- : stimulation exercée par les ♀.

S : ligne séparant les résultats significatifs (au-dessus) des résultats non significatifs (au-dessous).

Après l'essaimage, les aîlés produisent une forte réactivité chez les larves et chez les nymphes du dernier stade. Les femelles sont beaucoup plus stimulantes que les mâles. L'attraction sexuelle apparaît mais ne se manifeste que chez les femelles.

TABLE I
STIMULATION EXERCÉE PAR LES IMAGOS

DENSITÉ DU GROUPE STIMULANT		TYPE D'INDIVIDUS STIMULÉS												
		Avant le vol				Après le vol				Reproducteurs				
		L	N7	Ailés		L	N7	Ailés				L	N7	
♂	♀			♂	♀			♂	♀					
1	♂													
	♀													
5	♂	60 N. S.	57 N. S.		106 P = .01	68 N. S.	41/10 N. S.		56 N. S.					
	♀	58 N. S.	54 N. S.		174 P = .01	102 P = .02	51/10 P = .02		74 P = .10		106 P = .10	99 P = .10		
10	♂	62 N. S.	55 N. S.		150 P = .01	117 P = .01			63 N. S.					
	♀	63 N. S.	58 N. S.		201 P = .01	143 P = .01			78 P = .05					
15	♂	68 N. S.	58 N. S.						59 N. S.		25/10 N. S.	33/10 N. S.	36/10 N. S.	
	♀	71 N. S.	62 N. S.						100 P = .05		19/10 N. S.	45/10 N. S.	57/10 N. S.	
20	♂	78 P = .10	64 N. S.		185 P = .01	152 P = .01	34/10 N. S.				32/10 N. S.			
	♀	87 P = .05	59 N. S.	51 N. S.	234 P = .01	218 P = .01	56/10 P = .10				39/10 P = .05			
5 couples		61 N. S.	61 N. S.											
10 couples		92 P = .10	65 N. S.											

L = larves — N7 = nymphes à longs fourreaux alaires. — X/10 = résultats pour 10 réacteurs.

- Devenus reproducteurs, les imagos perdent leur forte stimulation. Seules les femelles restent attractives, surtout à l'égard des larves qu'une unique femelle peut encore stimuler. Les nymphes ne réagissent qu'envers un groupe de 20 individus. L'attraction sexuelle ne concerne que la femelle qui exerce une stimulation sur ses semblables des deux sexes. Mais cette stimulation, nette quand elle provient d'une seule femelle, semble disparaître chez les reproductrices groupées.

4° Stimulation exercée par les reproducteurs néoténiques.

L'action des reproducteurs néoténiques a été étudiée envers les larves, les nymphes du dernier stade et les individus de leur propre catégorie.

1° Stimulation exercée sur les larves. — a) PAR LES MÂLES NÉOTÉNIQUES. — Les mâles néoténiques semblent n'avoir d'action sur les larves qu'en groupe de 10 individus au moins. Ils suscitent une réactivité dont le résultat n'est significatif qu'au seuil de $P = .05$. L'augmentation du stimulus modifie peu le comportement des réacteurs (tableau 72).

TABLEAU 72

DENSITÉ DU GROUPE STIMULANT : R. Nt	1		5		10		15	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
NOMBRE DE PASSAGES EFFECTUÉS PAR LES RÉACTEURS LARVES EN PRÉSENCE :								
des mâles	58 N. S.		69 N. S.		91 $P = .05$		95 $P = .01$	
des femelles		83 $P = .05$		100 $P = .01$		90 $P = .10$		113 $P = .01$

R. Nt. = reproducteurs néoténiques.

b) PAR LES FEMELLES NÉOTÉNIQUES. — Elles exercent une stimulation plus forte que les mâles. Une femelle unique est attractive et provoque, chez les larves, une réaction qui est significative au seuil de $P = .05$. Mais, comme dans le cas des mâles, la stimulation ne varie pas en fonction de l'importance du groupe stimulant. Il faut un groupe de 15 femelles pour obtenir un résultat significativement différent du précédent (tableau 72).

Les différences observées entre mâles et femelles néoténiques, dans leur action sur les larves, ne sont pas caractéristiques (fig. 74).

FIG. 74.

*Stimulation exercée
par les néoténiques sur les larves.*

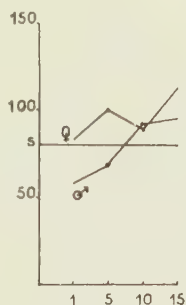
En ordonnée : le nombre de passages effectués par les réacteurs.

En abscisse : densités du groupe stimulant.

♂ : stimulation exercée par les mâles.

♀ : stimulation exercée par les femelles.

S : ligne séparant les résultats significatifs (au-dessus) des résultats non significatifs (au-dessous).



Quand on compare l'action exercée sur les larves par les reproducteurs néoténiques et les imagos, on constate que quel que soit leur sexe les premiers produisent une stimulation un peu supérieure à celle des seconds (fig. 75), mais la différence n'est pas significative.

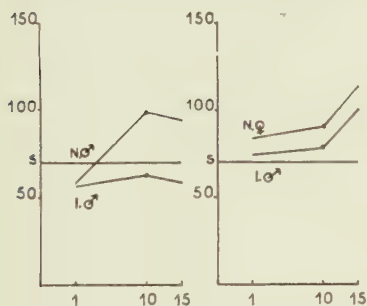


FIG. 75.

Stimulation exercée sur les larves par les reproducteurs néoténiques et les imagos.

En ordonnée : le nombre de passages effectués par les réacteurs.

En abscisse : densité du groupe stimulant.

N : Néoténiques.

I : Imagos.

S : ligne séparant les résultats significatifs (au-dessus) des résultats non significatifs (au-dessous).

2° *Stimulation exercée sur les nymphes du dernier stade.* — On a vu, dans la première partie de ce chapitre (p. 224), que le sexe des nymphes n'intervenait pas dans leurs relations avec les individus sexués. On n'aura donc pas à en tenir compte, ici, dans l'étude de la stimulation.

a) *STIMULATION EXERCÉE PAR LES MÂLES NÉOTÉNIQUES.* — Le mâle unique n'exerce aucune influence sur les nymphes. Il faut un groupe minimum de 5 individus pour provoquer une réactivité significative au seuil de $P = .05$. La stimulation ne varie pas en fonction de l'importance du groupe stimulus, mais les résultats sont plus homogènes avec des groupes de 10 ou de 15 animaux (tableau 73). On notera qu'envers les nymphes femelles, il faut un groupe minimum de 10 sujets pour obtenir un comportement caractérisé des réacteurs. Ceci est sans doute dû au fait qu'on se trouve au voisinage du seuil inférieur de réactivité et que la moindre perturbation dans l'expérimentation peut masquer le phénomène étudié.

TABLEAU 73

DENSITÉ DU GROUPE STIMULANT : NÉOTÉNIQUES ♂	1	5	10	15
NOMBRE DE PASSAGES EFFECTUÉS PAR LES RÉACTEURS :				
Nymphes ♂	64 (N. S.)	86 (P = .05)	110 (P = .01)	108 (P = .01)
Nymphes ♀	61 (N. S.)	77 (N. S.)	105 (P = .01)	104 (P = .01)

b) STIMULATION EXERCÉE PAR LES FEMELLES NÉOTÉNIQUES. — Cette action n'est sensible qu'à partir d'un groupe stimulant de 5 individus, et donne des résultats d'emblée significatifs au seuil de $P = .01$. La stimulation ne varie pas sensiblement quand on augmente l'importance du groupe attractif (tableau 74).

TABLEAU 74

DENSITÉ DU GROUPE STIMULANT : NÉOTÉNIQUES ♀	1	5	10	15
NOMBRE DE PASSAGES EFFECTUÉS PAR LES RÉACTEURS :				
Nymphes ♂	55 (N. S.)	102 (P = .01)	115 (P = .01)	122 (P = .01)
Nymphes ♀	67 (N. S.)	98 (P = .01)	121 (P = .01)	117 (P = .01)

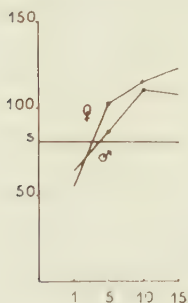


FIG. 76.

*Stimulation exercée par les néoténiques
sur les nymphes du dernier stade.*

En ordonnée : le nombre de passages effectués
par les réacteurs.

En abscisse : densité du groupe stimulant.

S : ligne séparant les résultats significatifs
(au-dessus) des résultats non significatifs
(au-dessous).

Si l'on compare la stimulation produite par les mâles à celle provenant des femelles, on constate que ces dernières exercent sur les nymphes, comme sur les larves, une action plus forte que celle des mâles (fig. 76), mais la différence n'est pas significative.

FIG. 77.

*Stimulation exercée par les néoténiques
sur les larves et les nymphes.*

En ordonnée : le nombre de passages effectués par les réacteurs.

En abscisse : densité du groupe stimulant.

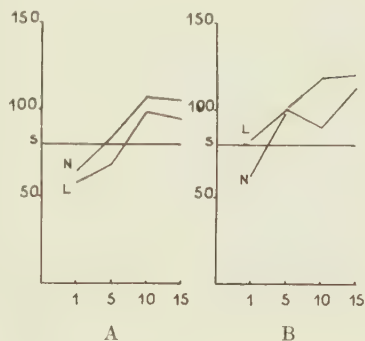
L : larves. — N : nymphes.

S : ligne séparant les résultats significatifs (au-dessus) des résultats non significatifs (au-dessous).

Stimulation exercée :

A : par les néoténiques ♂.

B : par les néoténiques ♀.



D'autre part, les néoténiques des deux sexes exercent une stimulation à peu près identique sur les larves et les nymphes (fig. 77).

Enfin, la comparaison entre reproducteurs néoténiques et imagos montre que, quel que soit leur sexe, les premiers ont une action nettement plus importante que les seconds sur les nymphes du dernier stade (fig. 78).

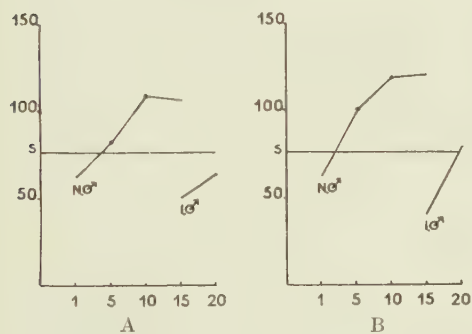


FIG. 78.

*Stimulation exercée
par les néoténiques et les imagos
sur les nymphes.*

En ordonnée : le nombre de passages effectués par les réacteurs.

En abscisse : densité du groupe stimulant.

A : stimulation exercée par les 2 types de ♂.

B : stimulation exercée par les 2 types de ♀.

N : Néoténiques. — I : Imagos.

S : ligne séparant les résultats significatifs (au-dessus) des résultats non significatifs.

3° *Stimulation exercée sur les reproducteurs néoténiques.* — Les reproducteurs néoténiques exercent, sur les représentants de leur propre catégorie, une stimulation nette. Cette action est déjà visible pour un unique individu et donne un résultat significatif au seuil de $P = .05$ avec un mâle et $P = .02$ avec une femelle. Elle augmente avec l'importance du groupe stimulant.

Il faut remarquer que la stimulation est la même envers les réacteurs des deux sexes :

— les groupes stimulants composés de néoténiques mâles exercent la même action sur les mâles et les femelles (tableau 75);

— de même, les groupes attractifs formés de néoténiques femelles produisent un effet identique sur leurs semblables des deux sexes (tableau 76).

TABLEAU 75

DENSITÉ DU GROUPE STIMULANT : NÉOTÉNIQUES ♂	1	5	20
NOMBRE DE PASSAGES EFFECTUÉS PAR LES RÉACTEURS :			
Néoténiques ♂	96 (P = .05)	133 (P = .01)	106/10 (P = .01)
Néoténiques ♀	91 (P = .05)	134 (P = .01)	64/10 (P = .01)

TABLEAU 76

DENSITÉ DU GROUPE STIMULANT : NÉOTÉNIQUES ♀	1	5	20
NOMBRE DE PASSAGES EFFECTUÉS PAR LES RÉACTEURS :			
Néoténiques ♂	104 (P = .01)	144 (P = .01)	88/10 (P = .01)
Néoténiques ♀	97 (P = .02)	132 (P = .01)	91/10 (P = .01)

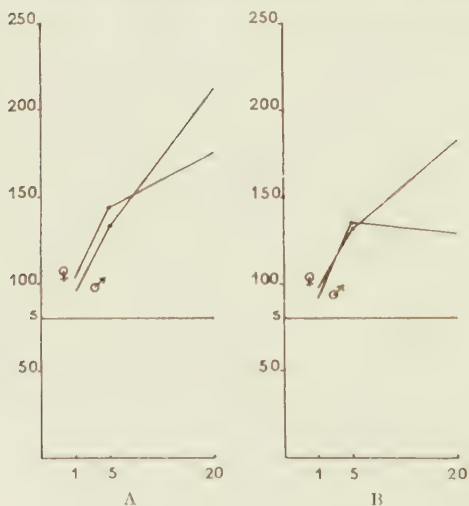


FIG. 79.

*Stimulation exercée
par les néoténiques
sur leurs semblables.*

En ordonnée : le nombre de passages effectués par les réacteurs.
En abscisse : densité du groupe stimulant.

A : stimulation exercée sur les ♂ par les néoténiques des 2 sexes.

B : stimulation exercée sur les ♀ par les néoténiques des 2 sexes.

S : ligne séparant les résultats significatifs (au-dessus) des résultats non significatifs (au-dessous).

On notera, d'autre part, que les mâles exercent une stimulation semblable à celle des femelles, sauf en groupe de 20 où leur action est toujours plus forte (fig. 79).

Il existe donc, entre les reproducteurs néoténiques, une interattraction assez forte et de même importance, quel que soit le sexe des animaux pris comme source attractive ou comme réacteurs.

RÉSUMÉ (table J).

Les reproducteurs néoténiques exercent, sur les larves, une stimulation relativement faible et de même importance pour les deux sexes.

Ils ont une action un peu plus forte sur les nymphes du dernier stade, mais la différence n'est pas significative. Comme dans le cas des larves, le sexe des animaux composant la source attractive n'intervient pas de façon visible (fig. 80).

FIG. 80.

Stimulation exercée par les néoténiques sur différentes castes.

En ordonnée : le nombre de passages effectués par les réacteurs.

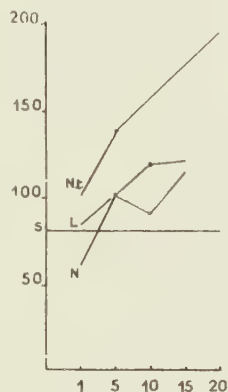
En abscisse : densité du groupe stimulant.

L : stimulation exercée sur les larves.

N : stimulation exercée sur les nymphes.

Nt : stimulation exercée sur les néoténiques.

S : ligne séparant les résultats significatifs (au-dessus) des résultats non significatifs (au-dessous).



Entre eux, ils exercent une interattraction assez forte qui, là encore, semble égale pour les deux sexes.

Quand on compare la stimulation exercée par les reproducteurs néoténiques et les imagos, on constate que les premiers ont une action plus forte sur les larves et les nymphes (fig. 75 et 78). L'attraction entre reproducteurs varie avec l'importance de la source stimulante pour les néoténiques, alors qu'elle ne se manifeste que pour un seul individu chez les imagos.

5° Stimulation exercée par les soldats.

L'action des soldats a été étudiée sur les larves, les nymphes du dernier stade et les représentants de leur propre catégorie.

1° Stimulation exercée sur les larves. — Les soldats n'exercent qu'une faible stimulation sur les larves. Il faut, en effet, un groupe de 15 individus pour produire une réactivité qui n'est significative qu'au seuil de $P = .05$. Ce résultat ne varie pas sensiblement avec une source attractive composée de 20 animaux (tableau 77).

TABLEAU 77

DENSITÉ DU GROUPE STIMULANT : SOLDATS	5	10	15	20
NOMBRE DE PASSAGES EFFECTUÉS PAR LES RÉACTEURS : LARVES	85 (N. S.)	90 (N. S.)	102 ($P = .05$)	89 ($P = .10$)

TABLE J
STIMULATION EXERCÉE PAR LES REPRODUCTEURS NÉOTÉNIQUES

DENSITÉ DU GROUPE STIMULANT	TYPE D'INDIVIDUS STIMULÉS					
	LARVES	NYMPHES		NÉOTÉNIQUES		
		♂	♀	♂	♀	
1	♂	58 (N. S.)		64 (N. S.)	61 (N. S.)	96 (P = .05)
	♀	83 (P = .05)		55 (N. S.)	67 (N. S.)	104 (P = .01)
5	♂	69 (N. S.)		86 (P = .05)	77 (N. S.)	133 (P = .01)
	♀	100 (P = .01)		102 (P = .01)	98 (P = .01)	144 (P = .01)
10	♂	99 (P = .05)		110 (P = .01)	105 (P = .01)	
	♀	90 (P = .10)		115 (P = .01)	121 (P = .01)	
15	♂	95 (P = .01)		108 (P = .01)	104 (P = .01)	
	♀	113 (P = .01)		122 (P = .01)	117 (P = .01)	
20	♂					106/10 (P = .01)
	♀					88/10 (P = .01)
						64/10 (P = .01)
						91/10 (P = .01)

2° *Stimulation exercée sur les nymphes du dernier stade.* — L'action produite sur les nymphes à longs fourreaux alaires semble plus forte. D'une part, une source stimulante de 10 individus suffit pour obtenir un résultat significatif au seuil de $P = .01$. D'autre part, la stimulation augmente nettement quand on double l'importance du groupe attractif (tableau 78).

TABLEAU 78

DENSITÉ DU GROUPE STIMULANT : SOLDATS	5	10	15	20
NOMBRE DE PASSAGES EFFECTUÉS PAR LES RÉACTEURS : NYMPHES	71 (N. S.)	106 ($P = .01$)	108 ($P = .05$)	146 ($P = .01$)

Quand on compare la stimulation exercée sur les larves et sur les nymphes du dernier stade, on voit que les soldats ont une action plus grande sur les secondes (fig. 81).

3° *Stimulation exercée sur les soldats.* — Sur les individus appartenant à leur propre caste, l'action des soldats est nette pour une

FIG. 81.

*Stimulation exercée par les soldats
sur les larves et les nymphes du dernier stade.*

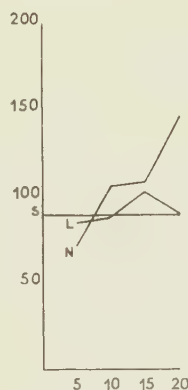
En ordonnée : le nombre de passages effectués
par les réacteurs.

En abscisse : densité du groupe stimulant.

L : stimulation exercée sur les larves.

N : stimulation exercée sur les nymphes.

S : ligne séparant les résultats significatifs
(au-dessus) des résultats non significatifs
(au-dessous).



source stimulante de 10 sujets; mais elle semble disparaître pour des groupes plus importants (tableau 79). L'interattraction chez les soldats paraît donc avoir un aspect particulier. On retrouve ici un phénomène identique à celui qui a été signalé chez les imagos reproducteurs (p. 257).

TABLEAU 79

DENSITÉ DU GROUPE STIMULANT : SOLDATS	10	20
NOMBRE DE PASSAGES EFFECTUÉS PAR LES RÉACTEURS : SOLDATS	107 (P = .01)	51 (N. S.)



FIG. 82.

*Stimulation exercée par les soldats
sur différentes castes.*

En abscisse :

- 1 : stimulation exercée sur les larves.
- 2 : stimulation exercée sur les nymphes.
- 3 : stimulation exercée sur les soldats.

S : ligne séparant les résultats significatifs
(au-dessus) des résultats non significatifs
(au-dessous).

RÉSUMÉ

La stimulation exercée par les soldats est donc assez faible sur les larves et sur les soldats eux-mêmes. Elle est plus nette sur les nymphes du dernier stade où elle varie avec l'importance de la source stimulante (fig. 82).

CHAPITRE III

LA PERCEPTION OLFACTIVE CHEZ *CALOTERMES FLAVICOLLIS*

INTRODUCTION

On admet généralement que la perception olfactive chez les insectes est localisée sur les antennes ainsi que sur les palpes maxillaires et labiaux.

Il est bien certain que le comportement de l'animal, mis en présence d'une substance odorante de faible concentration, se traduit par des mouvements d'antennes ou des parties buccales, suivis secondairement de réactions locomotrices d'approche ou de fuite. Toutefois, il faut reconnaître que les mouvements d'antennes et de palpes se remarquent à propos de bien d'autres stimuli et qu'il est difficile de prouver que la sensation olfactive soit uniquement localisée à ces deux niveaux.

Il était cependant intéressant de voir si, dans la perception de ses semblables, le termite utilise plus spécialement les antennes ou les palpes. C'est dans ce but qu'on a procédé à l'ablation de ces deux types d'appendices chez des sujets dont on a observé ensuite le comportement dans l'olfactomètre. Les expériences ont été faites avec des individus de grande taille (larves et nymphes) afin de faciliter les résections d'organes.

EXPÉRIMENTATION

1° Méthode. — Pour procéder à une ablation d'organes, il faut : d'une part, immobiliser l'animal en évitant, autant que possible, de le perturber; d'autre part, vernir les moignons afin de supprimer l'action des cellules sensorielles susceptibles de se trouver à la base de l'appendice sectionné.

L'immobilisation a été réalisée par le froid. L'animal est déposé dans une boîte de Pétri placée sur des cubes de glace. Au bout de quelques minutes, il est inerte. Après ablation des palpes ou des antennes, on réchauffe très lentement l'insecte avant de le remettre en étuve à 24°.

Pour le vernissage des moignons, on a utilisé un vernis incolore à l'alcool. Son imperméabilité à l'air a été vérifiée de la manière suivante : une grille métallique carrée, de 3 cm de côté, est recouverte d'une fine pellicule de vernis. Cette grille est placée dans l'olfactomètre, sur le tube contenant un groupe attractif de 10 larves. On constate alors que le réacteur ne repère plus ses congénères. On ne note, en effet, que 74 passages au-dessus de la source stimulante (résultat non significatif), contre 183 dans les conditions normales.

Pour appliquer le vernis, on a utilisé une pipette de verre très fine. Elle permet d'obtenir une gouttelette juste suffisante pour enrober parfaitement le moignon des organes sectionnés, sans trop alourdir la tête de l'animal ni risquer, par écoulement, d'engluier la région buccale.

Les animaux opérés ont été isolés des sujets normaux pour éviter le cannibalisme. On les a groupés dans une boîte de Pétri et conservés en étuve.

2° Ablation d'organes. — a) ABLATION DES ANTENNES. — La section a été faite au niveau du deuxième article antennaire, afin de laisser en place l'organe de Johnston indispensable à l'équilibration et à une activité normale.

Dans une première série d'expériences faites avec 10 sujets, on a comparé le comportement des animaux avant et après l'opération. On a suivi les effets de l'ablation en soumettant les mutilés à une expérience quotidienne pendant 4 jours. On a ainsi remarqué que les effets du choc opératoire se font sentir durant 3 jours. L'animal commence à recouvrer un comportement normal à partir du 4^e jour (tableau 80).

D'autre part, on a constaté qu'il était préférable de vernir les moignons après cicatrisation, soit 3 à 4 jours après l'ablation.

Une deuxième série d'expériences faites avec 20 sujets a montré que, passé la période du choc opératoire, l'animal privé d'antennes semble récupérer un comportement olfactif normal envers ses semblables (tableau 81).

TABLEAU 80

NOMBRE DE PASSAGES EFFECTUÉS PAR LES RÉACTEURS	AVANT OPÉRATION	APRÈS OPÉRATION			
		1 ^{er} jour	2 ^e jour	3 ^e jour	4 ^e jour
	80	52	53	52	63

Les valeurs figurant au tableau 80 résultent d'expériences faites avec 10 réacteurs seulement.

TABLEAU 81

NOMBRE DE PASSAGES EFFECTUÉS PAR LES RÉACTEURS	AVANT OPÉRATION	APRÈS OPÉRATION			
		3 ^e jour	4 ^e jour	6 ^e jour	
	153	114	140	152	
VARIATION INTERINDIVIDUELLE	5 8 5 4	3 5 0 0	7 5 5 6	8 6 9 16	
	13 6 11 5	5 3 8 5	9 3 11 7	9 15 3 8	
	8 10 8 8	2 2 9 4	7 3 9 6	6 9 5 7	
	5 13 6 15	15 8 11 5	0 20 0 8	8 2 4 5	
	3 8 3 9	13 1 2 13	2 12 6 14	2 11 7 12	
ECART-TYPE	3,4	4	4,7	3,8	
<i>t</i>	5,6 (P = .01)	2,64 (P = .02)	3,48 (P = .01)	5 (P = .01)	

b) ABLATION DES PALPES MAXILLAIRES ET LABIAUX. — Les expériences, portant sur 20 individus privés des deux types de palpes, ont été faites 8 jours après l'ablation. On note là encore que les animaux, malgré leur mutilation, continuent à percevoir leurs semblables (tableau 82). Toutefois, les résultats ne sont significatifs qu'au seuil de $P = .02$ ($t = 2,6$).

Il est donc possible qu'il existe sur les palpes des récepteurs dont la suppression entraîne une diminution de la perception olfactive. Mais il faut reconnaître qu'il est très difficile de sectionner ces appendices sans provoquer des étirements qui lésent considérablement l'animal. L'analyse du protocole d'expérience montre, en effet, que certains sujets se déplacent très peu dans l'olfactomètre, ce qui est anormal.

TABLEAU 82

NOMBRE DE PASSAGES EFFECTUÉS PAR LES RÉACTEURS	CONDITIONS NORMALES 183	ANIMAUX OPÉRÉS 174			
VARIATION INTERINDIVIDUELLE	(cf. tabl. I)	2	11	5	2
		11	13	5	7
		11	14	0	3
		16	16	14	7
		13	12	11	1
ECART-TYPE	3,15	4,7			
<i>t</i>	8,2 (P = .01)	2,6 (P = .02)			

Pour compléter ces données, il restait à étudier le comportement des animaux privés simultanément de leurs antennes et de leurs palpes. Mais cette double ablation perturbe beaucoup trop les individus, et il a fallu renoncer à ce type d'expérience.

L'interprétation de ces résultats est délicate. Il est possible que la persistance de l'olfaction s'explique par le jeu de suppléances sensorielles. Toutefois, on peut penser que, si les antennes et les appendices buccaux sont impliqués dans la perception des congénères, ils ne sont peut-être pas seuls à intervenir.

Il fallait donc rechercher s'il n'existait pas un autre mode de perception. L'observation du comportement de quête du réacteur au-dessus du stimulus suggère que le thorax et l'abdomen du sujet jouent aussi un rôle dans la détection des odeurs. L'idée vient alors que la ventilation du système trachéen pourrait intervenir dans la perception olfactive.

3° Etude en milieu oxygéné. Pour vérifier cette hypothèse, on a étudié la réaction, à l'odeur attractive du groupe, de larves dont les stigmates sont obturés. Afin d'expérimenter dans des conditions aussi normales que possible, on a évité de perturber l'animal par une obturation artificielle des trachées.

La fermeture des spiracles est provoquée par une forte concentration d'oxygène (60 %) dans le caisson contenant l'olfactomètre. Dans ces conditions, les réacteurs dont le comportement est normal, paraissent indifférents à la présence de leurs semblables, et les résultats ne sont pas significatifs (tableau 83).

Il faut noter que le résultat obtenu est voisin du seuil inférieur de signification. Ceci est dû au fait que la concentration d'oxygène diminue au cours de l'expérience, et que les résultats s'améliorent durant la deuxième demi-heure de l'expérimentation.

TABLEAU 83

NOMBRE DE PASSAGES EFFECTUÉS PAR LES RÉACTEURS	CONDITIONS NORMALES 150	MILIEU OXYGÉNÉ 81			
VARIATION INTERINDIVIDUELLE		7	2	4	5
		3	6	7	2
		0	4	4	6
		4	0	1	5
		6	3	3	9
ECART-TYPE		2,4			
<i>t</i>		1,2 (N. S.)			

CONCLUSION

Si l'on admet généralement la présence d'organes olfactifs sur les antennes et sur les palpes, beaucoup d'auteurs pensent que ces appendices ne sont pas les seuls supports de l'olfaction chez l'insecte (ABBOTT C. E., 1927, 1932 et 1936; BALSS H., 1913; GRABER V., 1885; MINNICH D. E., 1923 et 1929; ROBERTS E. W., 1915; SULZER J. H., 1761).

L'idée que l'odorat des insectes est lié à la ventilation du système trachéen n'est pas neuve. De célèbres naturalistes comme CUVIER, RÉAUMUR, SWAMMERDAM l'ont émise. Ils ont été suivis par DE GEER, LYONNET, puis LUTHER (1930). Le dernier en date, PORTIER (1952), admet cette hypothèse pour expliquer les réactions de différents Lépidoptères décapités et mis en présence de certaines substances odorantes. Mais aucune expérience n'a jamais prouvé la validité d'une telle interprétation.

Les faits présentés ici montrent, une fois de plus, que l'ablation des antennes ou des palpes provoque une diminution de la perception des odeurs mais ne la supprime pas. L'animal semble même recouvrer, au bout de quelques jours (6 à 8), une sensibilité normale.

Sans prétendre que l'absence de réaction olfactive en milieu fortement oxygéné est une preuve décisive de l'existence d'organes sensoriels au niveau des trachées, on peut admettre que les résultats, obtenus dans ces conditions, apportent une première présomption en faveur de cette hypothèse.

CHAPITRE IV

ORIGINE ET IDENTIFICATION DE LA SUBSTANCE ATTRACTIVE

INTRODUCTION

L'idée que des substances biochimiques peuvent intervenir dans le comportement animal est née d'observations faites sur l'attraction sexuelle. Chez les Invertébrés, c'est FABRE qui, le premier (1879), montra la forte stimulation exercée par la femelle de Papillon sur les mâles de son espèce. Cette constatation a été confirmée par plusieurs auteurs et KETTLEWELL (1946) l'étendra à de nombreuses espèces.

L'attention s'est aussi portée sur le rôle des substances odorantes :
— dans la sélection alimentaire qui s'effectue, selon HARRIS (1933), par la perception olfactive de l'aliment lui-même ou d'une odeur associée;

— dans le parasitisme, fait bien connu chez certains Ichneumonides (THORPES, 1937-1939), qui sont incités à pondre par l'odeur de l'hôte spécifique;

— dans la confection de pistes facilitant le retour au nid chez quelques espèces de Fourmis (PIÉRON, 1901);

enfin, dans la reconnaissance des congénères et les mécanismes de défense très étudiés chez les Arthropodes depuis POULTON (1888) et Mc INDOO (1917).

Dans les sociétés animales, c'est aussi l'étude de la sexualité qui amena certains auteurs à supposer l'existence d'une substance chimique intervenant dans l'inhibition exercée par le couple royal sur le développement des gonades des ouvriers, et empêchant ainsi la formation d'autres reproducteurs. PICKENS (1932) émit cette hypothèse à propos de la femelle reproductrice chez les Termites. Des vérifications expérimentales furent tentées par CASTLE (1934) sur *Zootermopsis*, GRASSÉ et LE MASNE (1938) sur *Calotermes flavicollis*, EMERSON (1939) et LIGHT (1944) sur *Zootermopsis*.

Des faits du même genre ont été mis en évidence :

chez les Fourmis : par SCHNEIRLA (1959) sur les Eciton, BIER (1954-1956) sur *Leptothorax*, STUMPER (1956) chez *Lasius alienus* et *Pheidole pallidula*;

— chez les Halictes par CÉCILE QUÉNU (1958);

— chez les Abeilles par HESS (1942), BUTLER (1954-1959) et JANINE PAIN (1961).

Mais la recherche d'une action olfactive non sexuelle dans les rapports interindividuels est récente.

LEDoux (1945) avait montré l'existence d'une stimulation olfactive comme facteur de groupement chez les Blattes. GRASSÉ (1952) a prouvé qu'une odeur était à la base de l'interattraction chez les Termites *Calotermes flavicollis*.

Récemment, LÜSCHER (1961) a mis en évidence le rôle de la trace odorante, laissée par une larve de *Zootermopsis*, comme moyen de guider les membres de la colonie vers l'emplacement d'une source de nourriture.

L'étude des stimuli chimiques intervenant dans les rapports sociaux chez *Calotermes flavicollis* nous conduit à chercher l'origine de la substance attractive et à l'identifier.

A. — ORIGINE DE LA SUBSTANCE ATTRACTIVE

1° Observation. — Au cours de l'étude de l'interattraction olfactive chez *Calotermes flavicollis*, des irrégularités ont été constatées à plusieurs reprises dans les résultats expérimentaux. L'état physiologique des réacteurs ne pouvant être incriminé, puisqu'ils réagissaient tous de la même manière, il convenait d'en rechercher les causes dans l'attraction exercée par le groupe stimulus.

Un examen attentif a montré que les animaux mal nourris voyaient leur pouvoir attractif diminuer. Afin de vérifier l'exactitude des faits observés, diverses expériences ont été réalisées.

2° Expérimentations. — a) ANIMAUX CARENCÉS EN NOURRITURE. — Dans une première série d'expériences, une centaine de larves sont maintenues pendant 5 jours sur du sable humide, privées de toute nourriture. On constitue alors des lots de 5 individus qui sont mis dans l'olfactomètre en présence de réacteurs larvaires normaux. On ne constate aucune réactivité à l'égard des groupes carencés. Or, on a vu au chapitre II qu'un groupe de 5 larves est, dans les conditions normales, nettement attractif (tableau 1, p. 197). Les réacteurs pris dans l'élevage non alimenté donnent des résultats identiques : ils ne sont pas attirés par leurs semblables carencés, alors qu'ils sont fortement stimulés par les animaux normalement élevés (tableau 84).

La comparaison des résultats obtenus avec les deux types de réacteurs montre que, dans les conditions de l'expérimentation :

— d'une part, les sujets normaux ne sont pas attirés par les larves privées de nourriture; ils ne peuvent donc pas être considérés comme des sujets « donneurs »;

— d'autre part, les individus carencés ne réagissent pas plus que les animaux bien nourris à l'égard des larves normales. On ne peut donc pas voir en eux des sujets « receveurs » ou « solliciteurs ».

TABLEAU 84

	SUJET NORMAL		SUJET CARENCÉ	
DENSITÉ DU GROUPE STIMULANT :	5 larves carencées	5 larves normales	5 larves carencées	5 larves normales
NOMBRE DE PASSAGES EFFECTUÉS AU-DESSUS DU STIMULUS	30	71	36	76
VARIATION INTERINDIVIDUELLE	6 5	16 7	9 8	12 7
	2 4	11 6	3 3	3 8
	2 2	8 3	3 0	6 15
	2 3	9 4	0 0	0 5
	1 3	5 2	3 7	16 4
ECART-TYPE		3,68		5,2
<i>t</i>	N. S.	4,5 (P = .01)	N. S.	2,5 (P = .05)

Les nombres figurant au tableau 84 résultent d'expériences faites avec 10 réacteurs seulement.

Le fait est ainsi établi que les animaux privés de nourriture perdent toute action stimulante sur leurs semblables. Il s'agit alors de savoir si l'odeur attractive provient du bois contenu dans la panse rectale ou si elle résulte directement ou indirectement, d'un produit de la digestion.

b) ANIMAUX « DÉFAUNÉS ». Dans une deuxième série d'expériences, 300 larves sont débarrassées de leur faune intestinale par passage dans une chambre à oxygène sous pression (4 atmosphères) pendant deux périodes d'une heure, à une demi-journée d'intervalle. Des prélèvements ont été faits pour vérifier la disparition des symbiotes. Les animaux « défaunés » sont groupés dans un tube et remis en élevage normal, avec la nourriture habituelle, pendant 5 jours. Ils peuvent donc se gaver de bois mais sont parfaitement incapables de le digérer.

L'expérimentation avec de tels animaux montre que les réacteurs larvaires normaux ne réagissent pas à leur présence (tableau 85).

L'odeur attractive ne provient donc pas du bois contenu dans le tractus intestinal des individus et semble bien être un produit du métabolisme. Or, on sait que les Termites se nourrissent essentiellement de cellulose qu'ils peuvent digérer grâce à leurs Flagellés. On peut donc se demander si la substance odorante est synthétisée à partir de la cellulose ou si elle est tirée du bois.

TABLEAU 85

DENSITÉ DU GROUPE STIMULANT : LARVES « DÉFAUNÉES »	5	10	15
NOMBRE DE PASSAGES AU-DESSUS DU STIMULUS	80	62	64
VARIATION INTERINDIVIDUELLE	6 4 10 5 6 1 5 0 13 3 3 1 6 0 2 4 3 1 3 3	2 5 1 1 2 8 1 6 2 7 2 2 4 7 2 4 0 1 4 1	0 3 7 1 2 5 7 5 7 0 5 4 5 0 3 4 2 1 2 1
ECART-TYPE	3,16	2,3	2,07
<i>t</i>	N. S.	N. S.	N. S.

c) ANIMAUX NOURRIS SUR CELLULOSE PURE. — Dans une troisième série d'expériences, 200 larves sont nourries avec de la cellulose pure en poudre (cellulose pour chromatographie) pendant 10 jours. On procède ensuite à l'expérimentation selon la même méthode en utilisant des lots attractifs de 5 animaux. Les réacteurs larvaires normaux sont indifférents à la présence des individus nourris de cellulose (tableau 86), de même que les réacteurs pris dans l'élevage expérimental.

TABLEAU 86

DENSITÉ DU GROUPE STIMULANT	5 LARVES NOURRIES DE CELLULOSE PURE							
TYPE DE RÉACTEUR	Réacteurs normaux				Réacteurs nourris de cellulose pure			
NOMBRE DE PASSAGES EFFECTUÉS PAR LES RÉACTEURS AU-DESSUS DU STIMULUS	65				69			
VARIATION INTERINDIVIDUELLE	5	4	1	3	5	1	4	5
	4	0	6	4	2	7	1	1
	3	2	5	1	0	6	3	1
	4	5	4	3	6	5	3	1
	2	3	4	2	1	4	8	5
<i>t</i>	N. S.				N. S.			

Il semble donc bien que la substance odorante soit tirée directement ou indirectement du bois. Alors se pose le problème de sa localisation. S'agit-il d'une substance sécrétée ou stockée par une glande, ou simplement d'un produit libéré au cours de la dégradation du bois dans l'intestin ?

d) ANIMAUX DISSÉQUÉS. Dans une quatrième série d'expériences, 120 animaux sont disséqués. Tractus digestifs et cuticules sont séparés et groupés par 10 sur des morceaux de papier filtre imbibés d'eau distillée pour éviter une dessiccation trop rapide. Le pouvoir attractif des intestins et des cuticules a été éprouvé avec la technique habituelle, en glissant le papier filtre dans l'un des tubes de l'olfactomètre.

L'expérimentation montre que les réacteurs larvaires réagissent nettement à l'odeur du tractus digestif, mais les résultats obtenus avec les cuticules ne sont pas significatifs (tableau 87). Il semble donc que la substance odorante soit surtout localisée dans la panse intestinale et provienne de la dégradation du bois au cours de la digestion. Mais il est impossible d'affirmer qu'il n'existe pas une glande de stockage.

TABLEAU 87

SOURCE DE STIMULATION	10 tractus digestifs				10 cuticules			
NOMBRE DE PASSAGES EFFECTUÉS PAR LES RÉACTEURS AU-DESSUS DU STIMULUS	111				80			
VARIATION INTERINDIVIDUELLE	20	5	3	2	3	3	3	6
	4	9	2	1	4	3	2	0
	2	4	5	2	0	12	1	8
	8	3	5	17	4	3	4	3
	2	6	4	4	3	4	10	3
ECART-TYPE	4,7				2,9			
<i>t</i>	2,11 (P = .05)				1 (P = N. S.)			

Ces faits étant établis, il conviendrait de vérifier si cette substance limite son influence à l'interattraction ou si son effet s'étend à d'autres aspects de la vie sociale, voire à la physiologie de l'animal.

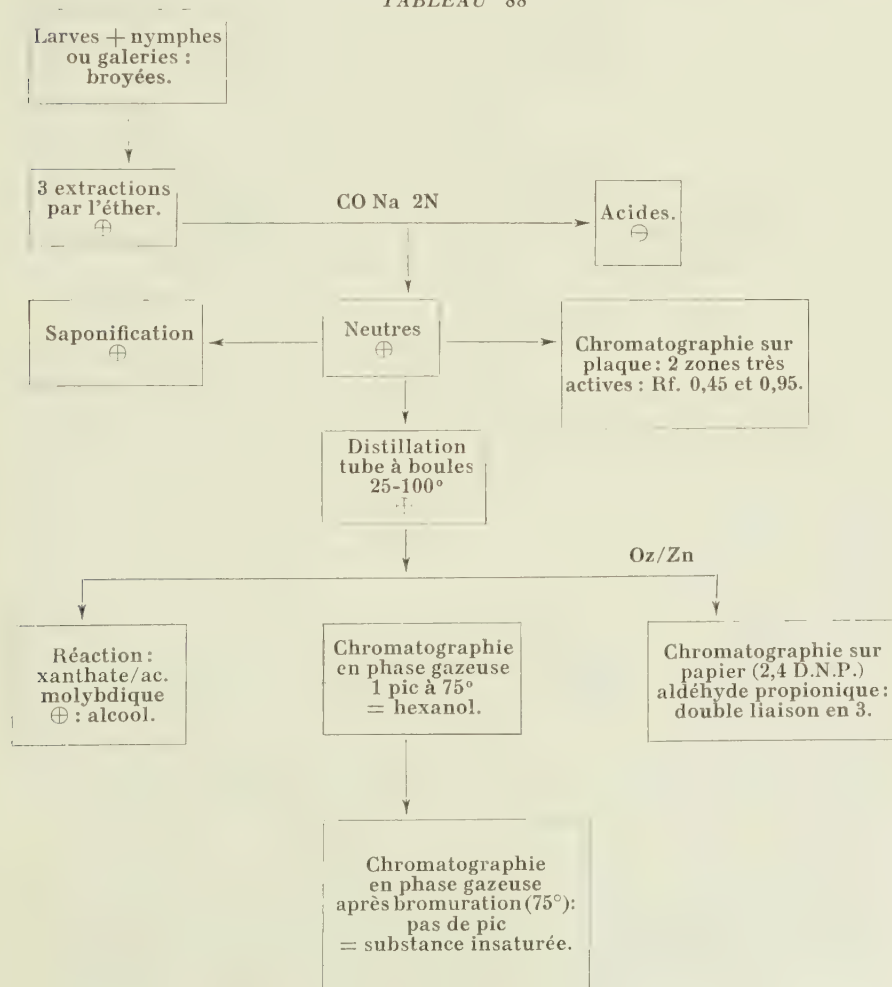
On comprend dès lors tout l'intérêt que présente l'identification et la synthèse de ce corps, seules capables de permettre une étude précise.

B. — NATURE CHIMIQUE DE LA SUBSTANCE ATTRACTIVE

Extraction. — Des essais sommaires d'extraction brute ont été faits en 1961 au Laboratoire Arago de Banyuls-sur-Mer (Pyrénées-Orientales). Une dizaine de larves de *Calotermes* sont broyées dans 2 cm³ d'éther. Le solvant, filtré, est ensuite déposé goutte à goutte au centre d'un disque de papier filtre couvrant le fond d'une boîte de Pétri de 20 cm de diamètre. Après évaporation, quelques Termites introduits dans la boîte se groupent au centre, manifestant ainsi une attraction pour l'endroit qui a reçu le filtrat. Une expérience identique, faite avec de l'éther pur, ne provoque aucune réaction de la part des animaux.

Ces résultats nous ont incités à entreprendre, en collaboration avec M. BARBIER, l'extraction et l'analyse de la substance attractive avec des méthodes appropriées.

TABLEAU 88



L'isolement de la fraction active à partir de 200 g (environ) de larves et de nymphes a donné une quantité d'extrait insuffisante pour mener à terme une étude complète. Mais les caractéristiques obtenues ont permis de retrouver la même fraction dans les galeries construites par *Microcerotermes edentatus*. La possibilité de se procurer ces galeries en grande quantité, et le fait qu'elles contiennent la substance à forte concentration, ont conduit à utiliser ce matériel pour entreprendre le travail d'identification.

Le tableau 88 indique les principales étapes de l'isolement de la fraction active et de l'identification de l'hexenol dans cette fraction. L'activité des extraits est figurée par — et $\pm$ pour ceux qui sont inactifs ($P = .10$), ou dont l'action est très faible ($P = .10$); par une à quatre croix selon le seuil de signification atteint par les résultats ($P = .05$, $P = .02$, $P = .01$).

Isolement de la fraction active. — Les larves et nymphes ont été broyées au concasseur puis extraites trois fois par des volumes d'éther approximativement doubles de celui du broyat. Dans le cas des galeries, celles-ci ont été écrasées dans un mortier. Les extraits, réunis, ont été concentrés mais non amenés à sec. On obtient ainsi une solution éthérée (n° 1) dont l'action donne un résultat significatif au seuil de $P = .01$ (tableau 89). Cette solution a été séparée en parties acides et en parties neutres, par le carbonate de sodium 2N. Les acides récupérés des extraits alcalins, après acidification et extraction par l'éther, se sont révélés inactifs (tableau 89). Le pouvoir

TABLEAU 89

FRACTIONS UTILISÉES	N° 1 extrait total	N° 2 fraction neutre	N° 3 fraction acide	N° 14 saponification
NOMBRE DE PASSAGES EFFECTUÉS PAR LES RÉACTEURS AU-DESSUS DU STIMULUS	127	94	32	95
VARIATION INTERINDIVIDUELLE	5 5 9 3 4 6 6 5 14 16 7 4 2 11 5 7 7 2 6 3	7 7 7 2 4 0 4 9 4 1 4 4 12 5 6 2 3 7 4 2	5 4 2 0 9 2 2 3 2 3	15 11 13 4 11 7 6 3 14 11
ECART-TYPE	3,7	2,7		4,2
<i>t</i>	3,6 ($P = .01$)	2,26 ($P = .02$)	N. S.	4,64 ($P = .01$)

Les valeurs figurant au tableau 89 résultent d'expériences faites avec 10 réacteurs pour les n° 3 et 14.

d'attraction se retrouve dans les parties neutres (n° 2) avec un seuil de signification de $P = .02$. Cette activité subsiste après saponification (fraction n° 14) avec un seuil de $P = .01$ (tableau 89). Il est donc peu probable que la substance recherchée soit un ester.

Les différents tests t ne peuvent pas être comparés entre eux, car on ne connaît pas avec précision la concentration des fractions utilisées.

L'isolement de la fraction active a été poursuivi par distillation dans un tube à boules, dont la sortie est réfrigérée par une gaine de glace de 10 cm de long. On recueille tout ce qui distille entre 25 et 150° (température du bain d'air) sous 15 mm.

La distillation effectuée entre 25 et 150° permet de séparer une fraction volatile (n° 5) très active (tableau 90). On obtient quelques milligrammes d'une huile incolore fortement odorante : odeur fauve dans le cas des larves et nymphes; odeur de terre dans le cas des galeries.

TABLEAU 90

FRACTIONS UTILISÉES	N° 5 (100-150°)	N° 6 Résidu non distillé
NOMBRE DE PASSAGES EFFECTUÉS PAR LES RÉACTEURS AU-DESSUS DU STIMULUS	141	37
VARIATION INTERINDIVIDUELLE	5 8 5 11 4 6 16 6 9 6 8 9 3 4 2 18 4 2 5 10	2 4 3 8 4 7 1 2 2 4
ECART-TYPE	4,24	
t	3,7 ($P = .01$)	N. S.

Les valeurs figurant au tableau 90 résultent d'expériences faites avec 10 réacteurs pour le n° 6.

Ce distillat contient des alcools volatils. En effet, la préparation d'un xanthate donne une réaction colorée pourpre avec l'acide molybdique. Le résidu non distillé à 150° est inactif.

Identification de la fraction active. — a) ETUDE PAR CHROMATOGRAPHIE SUR PLAQUE ET SUR PAPIER. — L'étude préliminaire de la fraction neutre active a été effectuée par chromatographie sur plaque d'acide silicique, dans le système pentane-acétate d'éthyle 85 : 15. Les

différents procédés utilisés ont permis de révéler plusieurs régions sur ces chromatographies (fig. 84).

Les mesures biologiques du pouvoir attractif, après extraction de l'acide silicique par l'éther, ont montré (tableau 91) que l'activité est nette pour la région A, douteuse pour A₁, nulle pour B, forte pour B₁, et très forte pour les régions C et D. Les deux dernières zones ont des Rf. de $0,45$ et $0,95 \pm 0,5 \%$.

Lors d'un essai de révélation par la 2-4-dinitrophényl-hydrazine, la

	FRONT		
u v	○	D	++++
u v	○	C	++++
u v	○	B ₁	+++
u v	○	B	-
2,4 DNP		A ₁	±
	◐	A	++
	○		
	DEPART		
Type de révélation.	Chromatogramme.		Activité.

FIG. 84.

région A s'est colorée en jaune, montrant ainsi la présence d'un composé carbonylé (A₁). Le dérivé 2-4-D. N. P. de ce composé a été recueilli sur plaque, extrait par l'éther, puis chromatographié sur papier (chromatographie circulaire dans le système décane-diméthylformamide); on observe ainsi que la 2-4-dinitrophénylhydrazone possède le même Rf. que celle d'une acétaldéhyde authentique.

b) ETUDE PAR CHROMATOGRAPHIE EN PHASE GAZEUSE. — On a utilisé un chromatographe Argon Pye à colonne de 5 % d'huile de silicone Dow Corning 550 sur Chromosorb P, et à chambre de détection par ionisation. L'appareil donne des courbes correspondant à la nature et à la concentration des substances contenues dans le mélange qu'on a introduit. On compare ces courbes à celles qui sont obtenues, dans les mêmes conditions, avec des substances connues.

L'injection d'un milligramme environ de la fraction huileuse (n° 5), provenant de la distillation, dans le chromatographe porté à 75°, donne un pic de faible intensité, dont le temps de rétention est iden-

TABLEAU 91

FRACTIONS UTILISÉES	A				A1				B1		C				D	
NOMBRE DE PASSAGES EFFECTUÉS PAR LES RÉACTEURS AU-DESSUS DU STIMULUS	108				96				98		125				73	
VARIATION INTER-INDIVIDUELLE	12	8	11	7	17	4	8	3	12	3	2	12	4	9	13	8
	1	10	3	10	3	5	4	6	14	13	3	6	2	3	5	6
	3	3	3	3	7	9	4	1	17	13	3	9	6	9	8	7
	3	2	1	5	4	3	5	2	5	9	6	7	11	7	4	5
	5	6	4	8	0	5	2	4	0	12	4	6	9	7	8	9
ECART-TYPE	3,4				3,6				5,4		2,9				2,5	
t	2,6 (P = .02)				1,8 (P = .10)				3,7 (P = .01)		4,47 (P = .01)				5 (P = .01)	

Les valeurs figurant au tableau 91 résultent d'expériences faites avec 10 réacteurs pour les extraits B₁ et D.

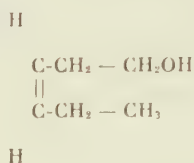
tique, dans ces conditions, à celui de l'hexanol. Ce pic disparaît quand on répète les essais après traitement au brome, ce qui prouve le caractère insaturé de la substance. On peut donc émettre l'hypothèse que la substance observée est un hexénol. Ce composé est un constituant de la fraction active.

La position de la double liaison a été fixée par ozonisation. On a procédé à une micro-ozonolyse réductrice avec 2 mg de distillat dans l'acide acétique, suivie de l'ouverture de l'ozonide en présence de poudre de zinc. Le composé carbonylé a été identifié par chromatographie sur papier de sa 2-4-dinitrophénylhydrazone (dans le système ci-dessus cité pour ces composés). On remarque la présence d'une tache jaune de même coloration et de même R_f. que pour la 2-4-D. N. P. d'un aldéhyde propionique authentique. Ce dernier résultat indique la position d'une double liaison en 3. Il reste donc à préciser la nature de cette double liaison.

Le pouvoir attractif des hexène-3 ol-1, de forme cis et trans, fixés par de l'acide stéarique, a été mesuré. Les deux formes sont très actives, mais le composé synthétique cis est plus fortement attractif.

La chromatographie sur plaque, dans le système déjà cité, de cet hexénol de synthèse a fourni un R_f. de 0,45 identique à celui de la substance B₁ isolée à partir de l'extrait total.

On est donc amené à proposer la forme *cis*, forme naturelle (alcool de feuilles), comme structure de l'hexène-3 ol-1.



CONCLUSION

Il n'est pas impossible que l'hexène-3 ol-1, substance naturelle fréquente dans les feuilles, soit un produit présent dans les bois. Une publication récente (G. R. ESENTER, T. C. ALLEN, J. E. CASIDA et R. D. SHENEFEIT, 1962) montre l'existence d'une fraction volatile, non encore identifiée, dans les bois attaqués par certains champignons. Cette substance est fortement active sur *Reticulitermes flavipes* (Kol.), *R. virginicus* Banks et *Nasutitermes colombicus* (Holmgren).

L'hexène-3 ol-1 semble avoir une activité assez générale chez les Termites. On a vérifié, en effet, que son pouvoir attractif s'exerce sur plusieurs espèces. Chez les Termites inférieurs, *Reticulitermes lucifugus* et *R. flavipes* réagissent dans les mêmes conditions que *Calotermes flavicollis*. Les Termites supérieurs sont surtout sensibles à la trace, imprégnée d'hexénol, faite sur une feuille de papier filtre. C'est le cas, chez les xylophages, des soldats et des ouvriers de *Nasutitermes* et de *Microccrotermes edentatus*. Certains humivores, comme *Cubitermes* et *Procubitermes*, manifestent aussi, quoique plus faiblement, une réactivité à l'égard de l'hexénol.

CONCLUSION GÉNÉRALE

Dans la première partie du chapitre II, la réactivité olfactive entre les individus d'une colonie de *Calotermes flavicollis* a été étudiée en observant le comportement de chaque sorte de sujets à l'égard de sources stimulantes variées, constituées par les différentes castes.

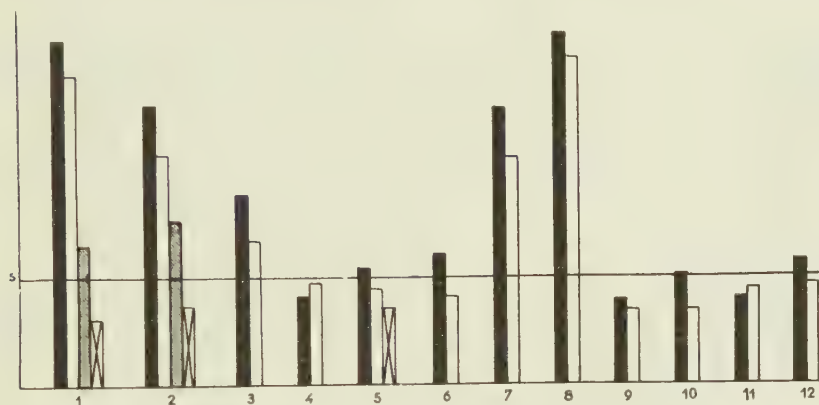


FIG. 85. — Réactivité des différentes castes les unes envers les autres.

En abscisse :

- réactivité des larves.
- réactivité des nymphes.
- ▤ réactivité des soldats.
- ⊠ réactivité des ailés.

- 1 : réactivité envers un groupe de 20 larves.
- 2 : réactivité envers un groupe de 20 nymphes.
- 3 : réactivité envers un groupe de 20 nymphes en mue 1^{re} phase.
- 4 : réactivité envers un groupe de 20 nymphes en mue 2^e phase.
- 5 : réactivité envers un groupe de 20 ailés ♂ } avant le vol.
- 6 : réactivité envers un groupe de 20 ailés ♀ } avant le vol.
- 7 : réactivité envers un groupe de 20 ailés ♂ } après le vol.
- 8 : réactivité envers un groupe de 20 ailés ♀ } après le vol.
- 9 : réactivité envers un imago ♂.
- 10 : réactivité envers un imago ♀.
- 11 : réactivité envers un néoténique ♂.
- 12 : réactivité envers un néoténique ♀.

S : ligne séparant les résultats significatifs (au-dessus) des résultats non significatifs (au-dessous).

De tous les animaux composant une colonie normale, la larve a, toutes choses étant égales par ailleurs, la réactivité la plus forte (fig. 85). Elle réagit fortement aux individus de sa propre caste et aux femelles ailées ayant accompli leur vol nuptial; un peu moins à l'égard

des nymphes et des soldats et assez faiblement en présence des autres types de sujets. Elle est indifférente aux nymphes subissant la deuxième phase de la mue, comme aux reproducteurs mâles imagos et néoténiques. Mais sa réactivité est nette envers les deux catégories de femelles.

La larve est donc en relation avec la plupart de ses semblables et paraît, de ce fait, assez étroitement liée à la société.

La nymphe à longs fourreaux alaires réagit moins fortement que les larves envers les représentants des différentes castes, sauf à l'égard des soldats pour lesquels sa réactivité est un peu plus grande. Elle est

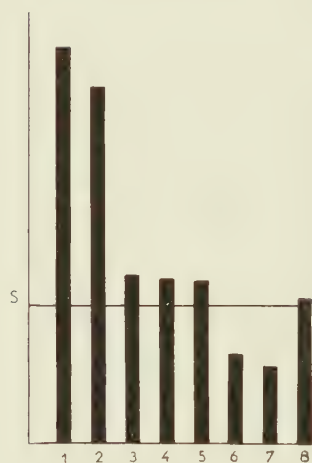


FIG. 86.

*Evolution de la réactivité
au cours de l'ontogenèse post-embryonnaire.*

En abscisse :

- 1 : réactivité des larves.
- 2 : réactivité des nymphes.
- 3 : réactivité des nymphes en mue 1^{re} phase.
- 4 : réactivité des nymphes en mue 2^e phase.
- 5 : réactivité des ailés blancs.
- 6 : réactivité des ailés gris.
- 7 : réactivité des ailés avant le vol.
- 8 : réactivité des ailés après le vol.

S : ligne séparant les résultats significatifs (au-dessus), des résultats non significatifs (au-dessous).

indifférente à la présence des nymphes subissant la deuxième phase de la mue et des reproducteurs mâles et femelles, qu'ils soient des imagos ou des néoténiques. A ces exceptions près la nymphe, comme la larve, est en relation avec tous les autres membres de la colonie, mais semble moins étroitement liée à la société (fig. 85). Quand elle s'apprête à muer, la nymphe manifeste une réactivité qui diminue à l'approche de l'exuviation (fig. 86). Toutefois, l'état réactionnel reste visible tant que l'animal peut se mouvoir.

Au cours du passage de la nymphe à l'imago, la réactivité de l'animal, encore présente après l'exuviation chez l'ailé blanc, disparaît chez l'individu pigmenté. Par contre, la réactivité envers les reproducteurs femelles, qui ne se manifestait jusque-là que chez les larves (fig. 87), apparaît chez l'ailé qui vient d'essaimer et se précise chez l'imago reproducteur (fig. 87 C et D). En effet, avant le vol nuptial, les ailés pigmentés ne réagissent à rien. Après l'essaimage, l'imago ailé ne réagit pas envers les mâles et n'est sensible qu'à la présence de 20 femelles. L'imago reproducteur, quel que soit son sexe, est aussi indifférent à l'égard des mâles, mais il réagit en présence d'une femelle unique.

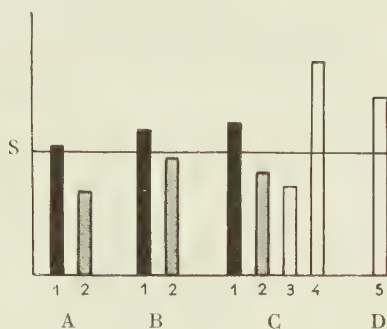
FIG. 87.

Réactivité liée au sexe.

En abscisse :

- 1 : réactivité des larves.
 2 : réactivité des nymphes.
 3 : réactivité des ailés avant le vol.
 4 : réactivité des ailés après le vol.
 5 : réactivité des imagos reproducteurs.
 A : réactivité envers 1 imago ♀.
 B : réactivité envers 1 néoténique ♀.
 C : réactivité envers 20 ailés ♀.
 D : réactivité envers 1 imago ♀.

S : ligne séparant les résultats significatifs (au-dessus) des résultats non significatifs (au-dessous).



Les néoténiques des deux sexes réagissent de la même manière aux larves et aux nymphes. Leur réactivité est plus forte dans le premier cas (fig. 88). En présence des représentants de leur propre caste, ils ont



FIG. 88.

Réactivité des néoténiques aux larves et aux nymphes.

- 1 : réactivité envers les larves.
 2 : réactivité envers les nymphes.
 ■ : réactivité des néoténiques ♂.
 □ : réactivité des néoténiques ♀.

aussi le même comportement quel que soit leur sexe (fig. 89). Ils réagissent de façon plus significative à l'égard des femelles qu'envers les mâles (tableau 92).

TABLEAU 92

TYPE DE STIMULUS	LARVES	NYPHES	NÉOTÉNIQUE ♂	NÉOTÉNIQUE ♀
DENSITÉ DU GROUPE STIMULANT	20	20	1	1
TYPE DE RÉACTEURS :				
Néoténiques ♂	242 (P = .01)	193 (P = .01)	96 (P = .05)	104 (P = .01)
Néoténiques ♀	249 (P = .01)	169 (P = .01)	91 (P = .05)	97 (P = .02)

Les soldats réagissent faiblement aux larves et aux nymphes comme aux individus de leur propre caste. Leur réactivité semble être du type « tout ou rien ». Il faut une stimulation suffisante pour la déclencher.



FIG. 89.

*Réactivité des néoténiques
envers leurs semblables.*

En abscisse :

1 : réactivité envers les ♂.

2 : réactivité envers les ♀.

■ : réactivité des ♂.

□ : réactivité des ♀.

S : ligne séparant les résultats
significatifs (au-dessus) des résultats
non significatifs (au-dessous).

mais elle ne varie pas quand on double l'importance du groupe stimulant.

On remarque d'autre part que, d'une façon générale, chaque individu réagit un peu plus fortement à l'égard des représentants de sa propre caste qu'aux autres membres de la colonie (tableau 93).

TABLEAU 93

TYPE DE RÉACTEURS	GROUPE STIMULANT. DENSITÉ		
	LARVES 10	NYMPHES 10	SOLDATS 10
Larves	183	115	90
Nymphes	111	129	106
Soldats	93	99	107

On peut donc conclure que, au cours du développement postembryonnaire :

— la réactivité sociale de l'individu diminue progressivement et disparaît quand il atteint le stade de l'imago ailé pigmenté (fig. 86) ;

— la réactivité sexuelle apparaît chez l'ailé qui vient d'essaimer et se précise chez l'imago reproducteur (fig. 87).

Dans la deuxième partie de l'étude de l'interattraction olfactive chez *Calotermes flavicollis*, la stimulation exercée par les différents types d'individus a été mise en évidence en observant l'effet produit par les représentants de chaque caste sur les autres membres de la colonie.

Les larves exercent, sur les différentes castes, la stimulation la plus forte (fig. 90). Cette action est très élevée sur les larves elles-mêmes et les reproducteurs néoténiques, un peu moins forte sur les nymphes, faible sur les individus proches de la mue imaginale et sur les soldats, nulle en ce qui concerne les imagos ailés pigmentés.

Les sujets larvaires semblent donc jouer un rôle très important dans la vie sociale de la colonie.

La stimulation exercée par les nymphes varie avec le stade considéré :

— les sujets à courts fourreaux alaires semblent, par leur action, assez proches des larves;

— l'influence des animaux à longs fourreaux alaires est moins forte que celle des larves, mais présente les mêmes caractères (fig. 90). Elle

FIG. 90.

Stimulation exercée par les différentes castes les unes sur les autres.

En abscisse : castes subissant la stimulation :

L : larves; N : nymphes; St : soldats; Nt : néoténiques.

1 : stimulation exercée par les larves.

2 : stimulation exercée par les nymphes.

3 : stimulation exercée par les ailés avant le vol.

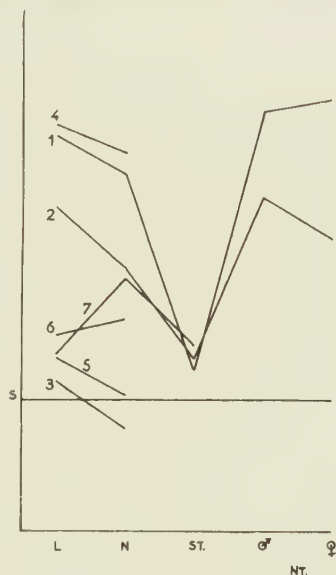
4 : stimulation exercée par les ailés après le vol.

5 : stimulation exercée par les imagos.

6 : stimulation exercée par les néoténiques.

7 : stimulation exercée par les soldats.

S : ligne séparant les résultats significatifs (au-dessus) des résultats non significatifs (au-dessous).



s'exerce davantage sur les nymphes du dernier stade que sur les sujets larvaires et les reproducteurs néoténiques. En ce qui concerne les soldats, l'action des nymphes est faible et identique à celle des larves. La stimulation est nulle sur les imagos ailés ayant ou non accompli leur vol nuptial.

L'influence des nymphes du dernier stade est donc inférieure à celle des larves. Elle semble cesser quand les animaux traversent la deuxième phase de la mue imaginale.

L'action des imagos paraît liée à leur maturation :

— avant le vol nuptial, ils sont peu attractifs et n'exercent de stimulation que sur les larves;

— après l'essaimage, ils produisent une forte stimulation sur les larves et les nymphes du dernier stade; les femelles sont plus stimulantes et sont seules à provoquer une attraction sexuelle;

— la stimulation diminue beaucoup chez l'imago devenu reproducteur. Seules les femelles exercent encore une influence assez forte sur les larves, mais plus faible sur les nymphes. De même, seule la femelle unique a une action sexuelle sur ses semblables des deux sexes.

Les reproducteurs néoténiques des deux sexes ont une action identique qui est faible sur les larves et un peu plus forte sur les nymphes du dernier stade. Mais leur stimulation est plus forte que celle des imagos reproducteurs. Entre eux, ils exercent une interattraction assez forte et égale pour les deux sexes.

Les soldats exercent une faible stimulation sur les larves et sur les représentants de leur propre caste. Leur action est un peu plus forte sur les nymphes du dernier stade (fig. 90).

On peut donc conclure que, au cours du développement postembryonnaire :

— la stimulation sociale de l'individu diminue progressivement jusqu'au vol nuptial, connaît une brusque augmentation après l'essaimage, pour revenir à un faible niveau chez l'imago reproducteur;

— la stimulation sexuelle n'apparaît qu'après le vol nuptial et se précise chez l'imago reproducteur.

Dans l'étude de l'interattraction olfactive chez *Calotermes flavicollis*, il faut considérer : d'une part les relations strictement sociales, variables selon la caste des individus; d'autre part le comportement lié au sexe de l'animal.

L'étude du comportement social montre que les larves ont un rôle dominant, tant par leur réactivité que par la stimulation qu'elles exercent. Si le comportement des nymphes à courts fourreaux alaires s'apparente à celui des larves, par contre, tous les autres types d'individus sont moins actifs (H. VERRON, 1958). Des faits du même ordre ont été signalés dans l'étude des échanges de nourritures. J. ALBERT (1959) a montré qu'un aliment marqué est ingéré en quantité variable selon le type de sujet : les larves ingèrent plus que les nymphes du dernier stade; il n'y a pas de différences entre les grosses larves et les nymphes à courts fourreaux; on ne décèle aucune prise de nourriture au bout de 70 heures chez les ailés avant le vol nuptial; après un vol (expérimental), la prise de nourriture est décelée; chez les jeunes imagos la nourriture est ingérée assez rapidement, en plus grande quantité chez la ♀.

On peut donc penser que l'interattraction est, au moins en partie, de nature alimentaire.

Cependant, bien que l'animal soit en relation avec tous ses congénères, des liens particuliers semblent l'unir à sa propre caste. On note en effet que, d'une manière générale, tout individu réagit plus fortement aux sujets de son type qu'à ceux des autres catégories. Il est donc possible qu'une *reconnaissance*, à base olfactive, existe entre les différentes sortes d'individus.

L'odeur attractive paraît liée, chez *Calotermes flavicollis*, au métabolisme de l'animal. L'existence éventuelle d'une odeur propre à chaque caste pourrait s'expliquer par le métabolisme particulier qui la caractérise et qui se traduit par des différences tissulaires. I. GHARAGOZLOU (1962 *a* et *b*; 1963) a montré que l'importance du tissu

adipeux varie au cours du développement, de même que les dépôts d'urosphérites dans les cellules à urate.

L'ontogenèse postembryonnaire, qui conduit normalement l'individu de l'état larvaire au stade imaginal, s'accompagne, sur le plan du comportement social, d'une diminution progressive de la réactivité qui disparaît chez l'ailé pigmenté. L'animal semble donc se libérer peu à peu des liens qui le rattachent à la société. Or, on sait que ce qui pèse le plus lourdement sur la destinée de l'individu est l'inhibition sexuelle venant des reproducteurs et s'exerçant, vraisemblablement, au moyen de la trophallaxie. Mais, si cette inhibition empêche l'apparition de nouveaux géniteurs, elle n'entrave pas l'évolution sexuelle des futurs essaimants (D. LEBRUN, 1961).

Peut-on admettre qu'il existe un rapport entre ces deux phénomènes concomitants et inversement progressifs : l'interattraction et la différenciation sexuelle ? Des travaux récents montrent que le développement du tractus génital, au cours de l'ontogenèse, est plus lent chez les larves que chez les nymphes (D. LEBRUN, 1963, communication personnelle). Or, c'est justement chez les premières qu'on trouve l'interattraction la plus forte et la trophallaxie la plus intense.

L'existence d'un tel rapport montrerait que l'animal est soustrait peu à peu à l'influence sexuelle des reproducteurs par une diminution progressive des stimulations sociales et surtout de la trophallaxie, vecteur de la substance inhibitrice.

La stimulation diminue, comme la réactivité, au cours du développement ontogénique. Elle subsiste néanmoins et l'ailé, jusqu'au vol nuptial, exerce encore une attraction limitée aux larves. Elle augmente beaucoup après l'essaimage et s'étend aux nymphes; mais elle diminue à nouveau chez les imagos devenus reproducteurs, dont seules les femelles attirent un peu les larves et les nymphes. Ceci n'est qu'en partie conforme à ce qu'on connaît des liens unissant le couple royal à la société. Incapables de subvenir à leurs besoins, les reproducteurs sont nourris par la colonie; mais l'attraction qu'ils exercent, faible en ce qui concerne la femelle et nulle pour le mâle, semble peu en rapport avec la trophallaxie qui doit être d'autant plus intense qu'elle est, pour les sexués, l'unique source de subsistance.

Le pouvoir attractif de la femelle est sans doute lié au léchage dont elle est l'objet de la part des larves. Les mâles ne reçoivent pas de tels soins et ne sont pas attractifs.

Les reproducteurs seraient alors nourris par la société, non d'une manière passive, en exerçant une attraction sur les larves, mais grâce à leur activité propre qui ferait d'eux des « solliciteurs ». Cette interprétation est confirmée par l'étude des néoténiques qui réagissent fortement, quel que soit leur sexe, aux larves et aux nymphes, alors qu'ils sont peu attractifs. Il faudrait savoir s'il en est de même pour les imagos reproducteurs, dont la réactivité n'a pas été étudiée.

Le comportement ne semble pas influencé par le sexe des sujets jusqu'au vol nuptial. Les nymphes du dernier stade réagissent de la même manière, quel que soit leur sexe, bien que leurs caractères génitaux soient déjà nettement différenciés. Les ailés pigmentés restent indifférents à toute espèce de stimulation. Après le vol, une réactivité liée au sexe apparaît chez l'ailé et se précise chez l'imaginaire reproducteur.

Cette modification du comportement est probablement liée à la maturité sexuelle que l'animal atteint dans la période de l'essaimage, à un moment qui n'est pas encore précisé. Mais il ne semble pas que le vol lui-même soit, à cet égard, déterminant (P. P. GRASSÉ et C. NOIROT, 1957).

On constate chez les soldats une réactivité et une stimulation faibles, et à peu près équivalentes envers tous les membres non sexués de la colonie. Leur apparition est sporadique et encore inexploitée. On sait qu'ils sont entièrement à la charge de la société (GRASSÉ et NOIROT, 1946 *b*), mais leur rôle est toujours inconnu.

Ainsi, des changements profonds se manifestent dans le comportement au moment du vol nuptial : l'interattraction sociale est alors excessivement réduite et le comportement sexuel apparaît. Ces modifications préparent et complètent celles, déjà connues, relatives à l'inversion des tropismes (RICHARD, 1950) et à la maturation sexuelle. Ces transformations, en libérant l'individu de son milieu social, l'engagent dans un nouveau cycle phylogénétique et le rendent apte à perpétuer l'espèce.

RÉSUMÉ GÉNÉRAL

ÉTUDE DE L'INTERATTRACTION OLFACTIVE

1° *Etude de la réactivité.*

En période d'intermue, la réactivité est très forte chez les larves et les nymphes à courts fourreaux alaires; mais les nymphes du dernier stade réagissent plus faiblement. Pour ces trois types de sujets, la réactivité varie selon la densité et la caste du groupe stimulant.

En période de mue, l'état réactionnel des animaux subsiste tant qu'ils ne sont pas immobilisés par le processus de l'exuviation.

La réactivité, qui diminue chez la nymphe du dernier stade, s'affaiblit encore après la mue imaginale et disparaît chez l'ailé pigmenté prêt à essaimer. Elle réapparaît vraisemblablement chez l'imago reproducteur, mais cette étude n'a pas été faite. Par contre, les néoténiques sont fortement réactifs à l'égard des larves et des nymphes.

Une réactivité liée au sexe apparaît chez l'ailé et se précise chez l'imago reproducteur.

Les soldats réagissent peu, mais de façon identique, envers tous les membres non sexués de la colonie.

2° *Etude de la stimulation.*

La stimulation, comme la réactivité, est très forte chez les larves et plus faible chez les nymphes.

Le pouvoir attractif des imagos paraît lié à leur maturation. Avant le vol nuptial, ils n'ont qu'une faible action sur les larves. La stimulation qu'ils exercent augmente après l'essaimage, mais diminue beaucoup chez l'imago devenu reproducteur. Il en est de même pour les néoténiques qui n'ont qu'une faible influence sur les larves et les nymphes.

Une faible stimulation, liée au sexe, apparaît après l'essaimage et subsiste chez l'imago reproducteur. Elle ne concerne d'ailleurs que les femelles.

L'action exercée par les soldats est aussi faible que leur réactivité.

LA PERCEPTION OLFACTIVE CHEZ CALOTERMES FLAVICOLLIS

On admet généralement que la perception des odeurs, chez les insectes, est localisée sur les antennes ainsi que sur les palpes maxillaires et labiaux.

Dans le but de voir quels sont les appendices plus spécialement impliqués dans la perception olfactive des congénères, on a procédé à diverses ablations chez *Calotermes flavicollis*.

On a montré que la suppression des antennes ou des palpes provoque une diminution de la perception mais ne la supprime pas.

L'intervention possible de la ventilation du système trachéen, dans la perception des odeurs, a été vérifiée. Les expériences faites en milieu saturé d'oxygène, avec des individus normaux, permettent de constater une absence totale de réaction olfactive. Il semble donc que la fermeture des spiracles, provoquée par l'oxygène, entraîne une anosmie chez les animaux.

Ces résultats apportent une première présomption en faveur de l'hypothèse très ancienne de l'existence d'organes sensoriels au niveau des trachées.

ORIGINE ET IDENTIFICATION DE LA SUBSTANCE ATTRACTIVE

1° Origine de la substance attractive.

Le fait que les animaux mal nourris voient leur pouvoir attractif diminuer suggère l'idée que l'odeur, émise par les Termites, est peut-être d'origine métabolique.

Diverses expériences ont été faites pour vérifier cette hypothèse.

— Les animaux privés de nourriture perdent toute action stimulante sur leurs semblables.

— Les individus, dont la faune intestinale a été détruite, ne peuvent plus digérer le bois qu'ils ont dans leur panse et n'ont plus d'action sur leurs congénères. L'odeur attractive ne provient donc pas du bois accumulé dans l'intestin de l'animal.

— Les sujets nourris de cellulose pure perdent aussi toute influence sociale.

Il semble donc bien que la substance odorante provienne de la dégradation du bois. En effet, des tractus digestifs fraîchement prélevés ont une action attractive caractéristique.

2° Nature chimique de la substance attractive.

L'isolement de la fraction active est réalisé par extraction à l'éther. L'activité ne se retrouve que dans les parties neutres de l'extract. Elle subsiste après saponification, ce qui fait douter que la substance recherchée soit un ester.

Une distillation effectuée entre 25 et 150° permet d'obtenir quelques milligrammes d'une huile incolore très odorante.

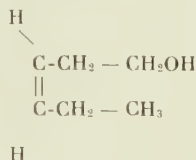
L'identification de la fraction active a été faite par chromatographie sur plaque des parties neutres. Une révélation par la 2-4 dinitrophénylhydrazine montre la présence d'un composé carbonylé dont le dérivé 2-4 D. N. P. est chromatographié sur papier. On remarque que la 2-4 dinitrophénylhydrazone possède le même Rf. que celle d'une acétaldéhyde authentique.

La fraction huileuse, provenant de la distillation, est étudiée par chromatographie en phase gazeuse. Son injection dans l'appareil à 75° a donné un pic dont le temps de rétention est identique à celui de l'hexanol. Ce pic disparaît dans les essais faits après traitement au brome, ce qui prouve le caractère insaturé de la substance et permet de supposer qu'il s'agit d'un hexénol. La présence d'une double

liaison en 3 a été fixée par ozonisation. La nature de cette double liaison a été précisée à l'aide d'un hexène-3 ol-1 synthétique dont la forme cis :

- a révélé un pouvoir fortement attractif,
- et a fourni, par chromatographie sur plaque, un Rf. identique à celui de la substance isolée à partir de l'extrait total.

On est donc amené à proposer la forme cis comme structure de l'hexène-3 ol-1 :



CONCLUSION

Les relations interindividuelles présentent, chez *Calotermes flavicollis*, les mêmes caractères que le comportement lié à la trophallaxie. On peut donc penser que l'interattraction est, au moins en partie, de nature alimentaire.

Une reconnaissance, à base olfactive, des différentes catégories sociales, semble possible. Elle s'expliquerait par le métabolisme particulier propre à chaque caste, puisque l'odeur attractive paraît être d'origine métabolique.

Au cours de l'ontogénèse postembryonnaire, la différenciation sexuelle se précise alors que la réactivité diminue progressivement. S'il existe un rapport entre ces deux phénomènes, leur concomitance montrerait que l'animal se soustrait peu à peu à l'inhibition sexuelle provenant des reproducteurs, par une diminution progressive de la fréquence des échanges alimentaires.

Le faible pouvoir attractif des sexués ne peut être lié à la trophallaxie qui doit être intense pour des animaux dont elle est l'unique source de subsistance. Cette attraction s'explique sans doute par le léchage dont la femelle est l'objet de la part des larves. Les mâles ne reçoivent pas de tels soins et ne sont pas attractifs. Les reproducteurs seraient donc nourris par la société, non d'une manière passive en exerçant une attraction sur les larves, mais grâce à leur activité propre qui ferait d'eux des « solliciteurs ». Cette interprétation est en accord avec le comportement des néoténiques qui réagissent fortement alors qu'ils sont peu attractifs.

L'apparition, au moment de l'essaimage, d'un comportement lié au sexe résulte probablement de la maturité sexuelle que l'animal atteint dans cette période.

Les profondes transformations concernant l'interattraction sociale et le comportement lié au sexe, qui se manifestent au moment de l'essaimage, s'ajoutent aux modifications déjà connues, relatives à l'inversion des tropismes et à la maturation sexuelle. En libérant l'individu de son milieu social, elles l'engagent dans un nouveau cycle phylogénique et le rendent apte à perpétuer l'espèce.

SUMMARY

OLFACTIVE INTERATTRACTION

1st part : Study of reactivity.

During the intermoult period, strong reactivity is shown by larvae and nymphs with short wing pads; last instar nymphs react less strongly, however. For the three categories, reactivity varies according to density and to the caste of the stimulating group.

At moulting time, the reactionnal state of the insects subsists as long it is not brought to a standstill by the exuviation process.

Lesser reactivity is shown by last instar nymphs and even more so after the moult; it disappears altogether when the pigmented wing-bearer is ready to swarm. Reactivity may well re-appear in the mature imago, but the problem yet needs investigating. Conversely, neotenics are strongly reactive to nymphs and larvae.

Sex linked reactivity appears in the winged insect, and becomes more apparent in the case of the mature imago.

Soldiers react weakly, although in an identical way, to the non-sexed members of the colony.

2nd part : Study of stimulation.

As is the case with reactivity, strongest stimulation is shown by the larvae; it later declines during the nymphal stage.

The attractive power of the adults seems to be related to their state of maturation. Before the nuptial flight, they have but little action on the larvae. The stimulation they exert increases after swarming, but diminishes to a considerable extent when the adult has become mature. The same occurs with neotenics, whose influence on larvae and nymphs is but small.

Weak stimulation, related to sex, appears after swarming and persists in the mature adult; it concerns females only.

The action exerted by soldiers is as weak as is their reactivity.

OLFACTIVE PERCEPTION IN *CALOTERMES FLAVICOLLIS*

It is generally admitted that scent perception in insects is localized to the antennae and also to the maxillary and labial palpi.

In order to ascertain which appendices are especially implied in olfactive perception, a number of amputations have been carried out on *Calotermes flavicollis*.

It has been established that perception is reduced but not suppressed by the removal of the antennae or palpi.

Possible intervention of the ventilatory tracheal system, in connection with scent perception, has been verified. Experiments carried out in an oxygen saturated medium on normal individuals have made it possible to ascertain total absence of

any olfactive reaction. It therefore looks as if the closing of the spiracles by oxygen results in anosmy of the insects.

The above results bring a first presumption in favour of the very old hypothesis concerning the existence of sensorial organs at the level of the tracheae.

ORIGIN AND IDENTIFICATION OF THE ATTRACTIVE SUBSTANCE

1° Origin of the attractive substance.

The fact that poor feeding decreases attractive power suggest that the scent produced by termites is of metabolic origin.

Different experiments have been carried out in order to verify this hypothesis.

— Insects deprived of food lose all stimulating action on their fellow members.

— Individuals whose intestinal fauna has been destroyed, can no longer digest the wood contained in their gut, and have no further stimulative action on their companions. The attractive scent does not originate therefore from the wood accumulated in the insect gut.

— Individuals fed on pure cellulose lose all social influence.

Consequently, it seems that the odorous substance originates from the digestion of the wood. In fact, the freshly removed gut has a characteristic attractive action.

2° Chemical nature of the attractive substance.

Isolation of the active fraction is done by ether extraction. Activity is only found again in the neutral parts of the extract. This subsides after saponification, and leads to doubt any possibility of substance being an ester.

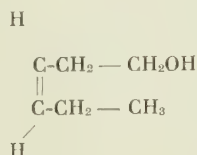
Distillation carried out at 25-150°C. produces a few milligrammes of colourless highly scented oil.

The active fraction has been identified by plate chromatography of the neutral parts. Development with dinitrophenylhydrazine 2-4 reveals the presence of a carbonyl compound whose 2-4 D.N.P. derivate is chromophotographed on paper. One may notice that 2-4 dinitrophenylhydrazone possesses the same Rf as that of an authentic acetaldehyde.

The oily fraction produced by distillation is studied by chromatography in gaseous phase. Its injection in the apparatus at 75°C. produces a peak the retention time of which is similar to that of hexanol. The peak disappears in tests made after brome treatment; this would tend to show the non-saturated character of the substance, and leads to the belief that the substance is an hexenol. The presence of a double liaison in 3 has been fixed by ozon action and its nature has been analysed by means of a synthetical hexene-3 ol-1, the *cis* form of which :

— has revealed strong attractive power;
— and given, by plate chromatography, a Rf identical to that of the substance separated from the total extract.

One is led to propose the *cis* form as the structure of the hexene-3 ol-1.



CONCLUSION

In *Calotermes flavicollis*, the interindividual relations show the same characters as behaviour linked with trophallaxy. One may thus assume that interaction is, partly, of alimentary nature.

A recognition, on an olfactive basis, of the different social categories, seems possible. This would be explained by a particular type of metabolism, adapted to each caste, since the attractive scent seems to be of metabolic origin.

During post-embryonic ontogenesis, sexual differentiation increases as reactivity decreases. If the two phenomena are in any way related, their concomitance would tend to show that the insect is less and less submitted to the effects of sexual inhibition pertaining to the reproducers, due to a progressive decrease in the frequency of alimentary exchanges.

The weak attractive power of the sexed individuals cannot be correlated with trophallaxy, which would normally be very important for those insects for which it constitutes the sole means of survival. This attraction can no doubt be explained itself by the licking of the females by the nymphs. Males do not receive such attention and are not attractive. Reproducers would in fact be fed by the community, not in passive way by exerting attraction on the larvae, but owing to their activity proper which would cause them to act as « inciters ». This interpretation is in accordance with the behaviour shown by the neotenics which are little attractive and yet react strongly.

The appearance of sex related behaviour at swarming time is no doubt due to the state of sexual maturation reached at that particular time.

The deep modifications which are observed during the swarming period and are particularly concerned with social interattraction and sex related behaviour are to be added to those already known, i. e. inversion of the tropisms and sexual maturity. These modifications enable the insect, now liberated of its social environment, to engage in a new phylogenical cycle and to multiply.

ZUSAMMENFASSUNG

STUDIUM DER OLFAKTIVEN GEGENSEITIGEN ANZIEHUNG

1. Teil : Studium der Reaktionsfähigkeit.

Während der Perioden zwischen den Häutungen ist die Reaktionsfähigkeit der Larven und der Nymphen mit kurzen Flügelanlagen sehr stark, während die Nymphen des letzten Stadiums schwächer reagieren. Für diese drei Typen variiert die Reaktionsfähigkeit je nach der Dichte und der Kaste der stimulierenden Gruppe.

Während der Häutungsperiode bleibt der reaktionsfähige Zustand der Tiere bestehen, solange dieselben nicht durch die Abstossung der Haut immobilisiert sind.

Die Reaktionsfähigkeit, die bei den Nymphen des letzten Stadiums abnimmt, wird noch schwächer nach der Imaginalhäutung und verschwindet bei den geflügelten, pigmentierten Tieren, die zum Schwärmen bereit sind. Sie erscheint wahrscheinlich von neuem bei den sich fortpflanzenden Adulttieren, aber diese Frage wurde nicht untersucht. Die neotenischen Tiere dagegen reagieren stark gegenüber Larven und Nymphen.

Bei den geflügelten Tieren erscheint eine geschlechtsgebundene Reaktionsfähigkeit, die bei den fortpflanzungsfähigen Imagines ausgeprägt wird.

Die Soldaten reagieren schwach, aber in gleicher Weise gegenüber allen geschlechtslosen Mitgliedern der Kolonie.

2. Teil : Studium der Stimulation.

Die Stimulation ist genau so wie die Reaktionsfähigkeit sehr stark bei den Larven und schwächer bei den Nymphen.

Die Anziehungskraft der Imagines scheint von ihrem Reifezustand abzuhängen. Vor dem Hochzeitsflug haben sie nur eine schwache Wirkung auf die Larven. Nach dem Schwärmen wird die Stimulation stärker, nimmt aber wieder stark ab bei den sich fortpflanzenden Imagines. Ähnlich ist es bei den neotenischen Tieren, die auch nur eine schwache Einwirkung auf die Larven und Nymphen haben.

Nach dem Schwärmen tritt eine schwache, geschlechtsgebundene Stimulation auf und erhält sich bei den sich fortpflanzenden Imagines. Sie betrifft nur die Weibchen.

Die von den Soldaten ausgehende Stimulation ist ebenso schwach wie ihre Reaktionsfähigkeit.

DIE OLFAKTIVE REIZWAHRNEHMUNG BEI CALOTERMES FLAVICOLLIS

Es wird allgemein angenommen, dass die Geruchsempfindung bei den Insekten in den Antennen und den Maxillar- und Labialpalpen lokalisiert ist.

Um zu prüfen, welche Anhänge speziell verantwortlich sind fuer die geruchliche Wahrnehmung der Stammesgenossen, sind bei *Calotermes flavicollis* verschiedene Ablationen unternommen worden.

Es wurde nachgewiesen, dass die Entfernung der Antennen oder der Palpen

eine Verminderung, nicht aber eine Ausschaltung der Geruchswahrnehmung bewirkt.

Die Möglichkeit des Einflusses der Ventilation des Tracheensystems auf die Geruchswahrnehmung wurde geprüft. Die in sauerstoffgesättigtem Milieu mit normalen Individuen durchgeführten Experimente zeigen eine völlige Abwesenheit geruchlicher Reaktionen. Es scheint demnach, dass die durch den Sauerstoff bewirkte Schliessung der Spirakeln bei den Versuchstieren eine Anosmie provoziert.

Diese Ergebnisse liefern einen ersten Indizienbeweis zugunsten einer sehr alten Hypothese des Vorhandenseins sensorieller Organe in den Tracheen.

HERKUNFT UND IDENTIFIZIERUNG DER ATTRAKTIVEN SUBSTANZ

1. Herkunft der attraktiven Substanz.

Die Tatsache, dass die Anziehungskraft der schlecht ernährten Tiere abnimmt, legt die Idee nahe, dass der von den Termiten ausgehende Geruch metabolischen Ursprungs sei.

Es wurden verschiedene Versuche durchgeführt, um diese Hypothese zu prüfen.

— Die Tiere, denen die Nahrung entzogen wird, verlieren jegliche stimulierende Wirkung auf ihre Stammesgenossen.

— Die Individuen, deren Eingeweidefauna zerstört wurde, können das in ihrem Magen befindliche Holz nicht mehr verdauen und haben keine Wirkung mehr auf ihre Stammesgenossen. Der anziehende Geruch stammt also nicht vom in den Eingeweiden angehäuften Holz her.

— Die mit reiner Zellulose ernährten Individuen verlieren ebenfalls allen sozialen Einfluss.

Es scheint also, dass die Geruchssubstanz vom Abbau des Holzes her stammt. Frisch entnommene Verdauungstrakte haben tatsächlich eine charakteristische anziehende Wirkung.

2. Chemische Eigenschaften der attraktiven Substanz.

Die Isolierung der wirksamen Fraktion wird durch Aetherextraktion erhalten. Die Aktivität wird nur in den neutralen Teilen des Auszuges gefunden. Sie bleibt erhalten nach der Verseifung, was dafür spricht, dass die gesuchte Substanz kein Ester ist.

Eine zwischen 25° und 150° durchgeführte Destillation gestattet die Erzeugung einiger Milligramm eines farblosen, sehr stark riechenden Oels.

Die Identifizierung der aktiven Fraktion wurde mittels Chromatographie auf Platten der neutralen Bestandteile erzielt. Eine Entwicklung mit 2-4 Dinitrophenylhydrazin zeigt die Existenz eines Carbonyl-Bestandteiles, dessen 2-4 D. N. P.-Derivat durch Papierechromatographie nachgewiesen wird. Man stellt fest, dass das 2-4 Dinitrophenylhydrazon den gleichen Rf besitzt, wie ein echtes Acetaldehyd.

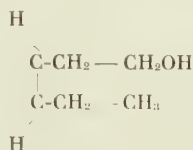
Die durch Destillation erhaltene ölartige Fraktion wird mittels Chromatographie im Gaszustand studiert. Seine Injektion in den Apparat bei 75° hat einen Gipfel ergeben, dessen Retentionszeit identisch ist mit derjenigen des Hexanols. Dieser Gipfel verschwindet in den Versuchen, die nach einer Brombehandlung gemacht werden, was beweist, dass die Substanz nicht gesättigt ist und die Annahme gestattet, dass es sich um ein Hexenol handelt. Das Bestehen einer doppelten Bindung bei 3 wurde durch Ozonisierung festgestellt. Der Typus dieser Doppel-

bindung wurde genauer bestimmt mit Hilfe eines synthetischen Hexen-3 ol-1, dessen cis- Form :

— eine starke Attraktionskraft besitzt;

— und durch Chromatographie auf Platten ein Rf liefert, das demjenigen der aus dem Totalextrakt isolierten Substanz identisch ist.

Es scheint folglich gegeben, als Struktur des Hexen-3 ol-1 die cis-Form vorzuschlagen.



SCHLUSSFOLGERUNGEN

Die Beziehungen zwischen den Individuen zeigen bei *Calotermes flavicollis* die gleichen Eigenschaften wie die an die Trophallaxie gebundenen Verhaltensweisen. Man kann demnach annehmen, dass die gegenseitige Anziehung mindestens teilweise mit der Ernährung zusammenhängt.

Das gegenseitige Erkennen der verschiedenen sozialen Kategorien auf geruchlicher Basis scheint möglich zu sein. Dies könnte mit dem spezifischen Metabolismus jeder Kaste erklärt werden, da der anziehende Geruch metabolischen Ursprungs zu sein scheint.

Im Verlaufe der postembryonalen Ontogenese wird die Differenzierung der Geschlechter immer ausgeprägter, während die Reaktionsfähigkeit mehr und mehr abnimmt. Wenn eine Beziehung zwischen den beiden Erscheinungen besteht, dann könnte ihr gleichzeitiges Auftreten zeigen, dass das Individuum sich in zunehmendem Masse der von den sich fortpflanzenden Tieren ausgehenden sexuellen Inhibition durch ein fortschreitende Verminderung der Frequenz des Nahrungsaustausches entzieht.

Die geringe Anziehungskraft der Geschlechtstiere kann nicht an die Trophallaxie gebunden sein, die in starkem Masse ausgeprägt sein muss bei Tieren, für die sie die einzige Verpflegungsquelle ist. Diese Anziehungskraft kann zweifellos damit erklärt werden, dass die Larven die Weibchen lecken. Die Männchen werden nicht geleckt und haben keine Anziehungskraft. Die sich fortpflanzenden Tiere scheinen von der Gesellschaft ernährt zu werden dank ihrer eigenen Aktivität, die sie zu Bittstellern macht, und nicht in passiver Weise durch die Ausübung einer Anziehungskraft auf die Larven. Diese Interpretation ist in Uebereinstimmung mit dem Verhalten der Neotäntiere, die stark reagieren, obwohl sie eine schwache Anziehungskraft haben.

Das Auftreten einer geschlechtsgebundenen Verhaltensweise während des Schwärmens ist wahrscheinlich eine Folge der Geschlechtsreife, die das Tier in diesem Zeitpunkt erreicht.

Die im Zeitpunkt des Schwärmens sich äussernden tiefgehenden Veränderungen der gegenseitigen sozialen Anziehungskraft und des geschlechtsgebundenen Verhaltens fügt sich den bereits bekannten Veränderungen bei, die die Inversion der Tropismen und die geschlechtliche Ausreifung betreffen. Indem sie das Individuum von seinem sozialen Milieu befreien, führen sie es zu einem neuen phylogenen Zyklus und machen es fähig, die Art zu erhalten.

BIBLIOGRAPHIE

- ABBOTT (C. E.), 1927. — Further observation on the olfactory powers of the *Necrophoris*. *Ann. ent. Soc. Amer.*, **20**, p. 550-553. — 1932. The proboscis response of Insects, with special references to blowflies. *Ann. ent. Soc. Amer.*, **25**, p. 241-244.
- ALIBERT (J.), 1959. — Les échanges trophallactiques chez le Termite à cou jaune (*Calotermes flavicollis* Fabr.) étudiés à l'aide du phosphore radio-actif. *C. R. Acad. Sc.*, **248**, p. 1040-1042.
- ALPHERAKY (S.), 1890. — De l'olfaction chez les Lépidoptères. *Bull. Soc. ent. Fr.*, 6^e sér., **10**, p. 97-100.
- BALSS (H.), 1913. — Ueber die Chemorezeption bei Garneelen. *Biol. Zbl.*, **33**, p. 508-512.
- BARDACH (J. E.), WINN (H. E.) et MENZEL (D. W.), 1959. — The role of the senses in the feeding of the nocturnal reef predators *Gymnothorax moringa* and *G. vicinus*. *Copeia*, U. S. A. **2**, p. 133-139.
- BAWDEN JR. (H. H.), 1901. — Bibliography of the literature on the organ and sense of smell. *J. comp. Neurol.*, **11**, p. 2-40.
- BECK (L. H.) et MILES (W. R.), 1947. — Some theoretical and experimental relationship between infra-red absorption and olfaction. *Science*, **106**, p. 511. — 1949. *Proc. nat. Acad. Sc. Wash.*, **35**, p. 292.
- BEGG (M.) et HOGBEN (L.), 1943. — Localization of chemoreceptivity in *Drosophila*. *Nature, Lond.*, **152**, p. 535. — 1946. Chemoreceptivity of *Drosophila melanogaster*. *Proc. roy. Soc.*, **133**, p. 1-19.
- BLUM (M. S.) et CRAIN (R. D.), 1961. — The occurrence of paraquinones in the abdominal secretion of *Eleodes hispilabris* (Coleoptera : Tenebrionidae). *Ann. ent. Soc. Amer.*, **54**, n° 4, p. 474-477.
- BOISE (P.), 1891. — Sur l'olfaction chez les insectes. *Ann. ent. Fr.*, 6^e sér., **10**, p. 132-133.
- BROWN JR. (W. L.), 1959. — The release of alarm and attack behavior in some new world army ants. *Psyche*, U. S. A., **66**, n° 1-2, p. 25-27.
- BUDDENBROCK (W. VON), 1952. — *Vergleichende Physiologie*. Band I : Sinnesphysiologie. Verlag Birkhauser, Basel, 504 p.
- BUTLER (C. G.), 1949. — *The Honeybee. An introduction to her sense- physiology and Behaviour*. Clarendon Press; Oxford, 139 p. — 1960. Queen recognition by worker honeybees (*Apis mellifera* L.).
- BUTLER (C. G.), CALLOW (R. K.) et JOHNSTON (N. C.), 1962. — The isolation and synthesis of queen substance, 9-oxodec-trans-2-enoic acid, a honeybee pheromone. *Proc. roy. Soc.*, Ser. B, G. B. **155**, n° 960, p. 417-432.
- CASTLE (G. B.), 1934 a. — The damp-wood termites of western United States, genus *Zootermopsis* in Kofoid et alia. *Termites and Termites control*, 2^e éd., Univ. Calif. Press, chap. 24. — 1934 b. The experimental determination of caste differentiation in Termites. *Science*, **80**, p. 314.
- CHADHA (M. S.), EISNER (T.) et MEINWALD (J.), 1961. — Defense mechanisms of Arthropodes. *Ann. ent. Soc. Amer.*, **54**, n° 5, p. 642-643.
- CHEN (P. S.) et DIEM (C.), 1961. — A sex-specific ninhydrin-positive substance found in the paragonia of adult males of *Drosophila melanogaster*. *J. Insect Physiol.*, G. B., **7**, n° 3-4, p. 289-298.
- COPPEL (H. C.), CASIDA (J. E.) et DAUTERMAN (W. C.), 1960. — Evidence for a potent sex attractant in the introduced pine sawfly, *Diprion similis* (Hymenoptera : Diprionidae). *Ann. ent. Soc. Amer.*, **53**, n° 4, p. 510-512.

- COTTREAU (J.), 1905. — L'odorat chez les insectes. *Nature, Paris*, **34**, p. 39.
- CROZIER (W. J.), 1934. — Chemoreception. In *Handbook of general and experimental psychology*, éd. C. MURCHISON. Clark Univ. Press, Worcester, p. 987-1036.
- DAVENPORT (D.), 1950. — Studies in the physiology of commensalism. *Biol. Bull. Woods Hole*, **98**, p. 81-93.
- DAVIES (J. T.) et TAYLOR (F. H.), 1961. — Le seuil olfactif. *Mémor. Serv. chim. Etat, Fr.*, **41**, n° 4, p. 359-362.
- DAVIS (D. E.) et HERREID (C. F. M.), 1960. — Comments on the odors of bats. *J. Mammal U. S. A.*, **41**, n° 3, p. 396.
- DETHIER (V. G.), 1937. — Gustation and olfaction in lepidopterous larvæ. *Biol. Bull. Wood's Hole*, **72**, p. 7-23. — 1941. The function of the antennal receptors in lepidopterous larvæ. *Biol. Bull. Wood's Hole*, **80**, p. 403-414. — 1953. Chemoreception. *Insect physiology*. Roeder, éd. Wiley and Sons, Inc. N. Y., 1100 p. — 1954. The physiology of olfaction in Insects, a critical review of the subject and the literature up to 1954. *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, **58**, p. 139-157. — 1956. Chemoreceptor mechanisms. *Amer. Inst. of Biol. Sci. Publ.*, n° 1, 30 p.
- DETHIER (V. G.) et CHADWICK (L. E.), 1948. — Chemoreception in Insects. *Physiol. Rev.*, **28**, p. 220-254.
- DRIECH, 1839. — Sur le siège de l'odorat des Insectes. *J. Inst. Paris*, **7**, p. 279.
- ELSBERG (C. A.) et LÉVY (I.), 1935. — The sense of smell. I. A new and simple methode of quantitative olfactometry. *Bull. neur. Inst. N. Y.*, **4**, p. 5-19.
- ELSBERG (C. A.), BREWER (E. D.) et LÉVY (I.), 1935. — The sense of smell. *Bull. neur. Inst. N. Y.*, **4**, p. 264-269.
- ESENTHER (G. R.), ALLEN (T. C.), CASIDA (J. E.) et SHENEFELT (R. D.), 1961. — Termites attractant from fungus-infected wood. *Science, U. S. A.*, **134**, n° 3471, p. 50.
- FLETCHER (L. W.), 1961. — A study of the behavior of four species of cockroaches in the presence of chemicals. *Dissert. Abstr., U. S. A.*, **22**, n° 5, p. 1752.
- FORRESTER (A. T.) et PARKINS (W. E.), 1951. — A test of the infra-red absorption theorie of olfaction. *Science*, **114**, p. 5-6.
- FRICKINGER (H. W.), 1916. — Ueber das Geruchsvermögen der Kleiderlaus (*Pediculus corporis* de Geer, *vestimenti* Nitsche). *Z. angew. Ent.*, **3**, p. 263-281.
- FRINGS (H.), 1941. — The loci of olfactory end organs in the blowfly, *Cynomyia cadaverina*. *J. exp. zool.*, **88**, p. 65-93. — 1944. The loci of olfactory and organs in the honey bee *Apis mellifera* Linn. *J. exp. Zool.*, **97**, p. 123-134.
- FRISCH (K. VON), 1919. — Zur alten Frage nach dem Sitz des Geruchssinnes bei Insekten. Versuche am Biene. *Verh. zool. bot. Ges. Wien*, **69**, p. 17-26. — 1921. Ueber den Sitz des Geruchssinnes bei Insekten. *Zool. Jb., Zool. Physiol.*, **38**, p. 449-516. — 1950. *Bees. Their vision, chemical senses, and language*. Cornell Univers. Press, Ithaca N. Y., 119 p.
- GAMBLE et ELEANOR (A.), 1898. — The applicability of Weber's law to smell. *Amer. J. Psychol.*, **10**, p. 82-142.
- GHARAGOZLOU (I.), 1962 a. — Etude anatomique et quantitative du tissu adipeux dans les diverses castes et différents stades de *Calotermes flavicollis* Fabr. *C. R. Acad. Sc.*, **254**, p. 2430-2432. — 1962 b. Etudes cytologiques et histochimiques du tissu adipeux chez les sexués fonctionnels de *Calotermes flavicollis* Fabr. *C. R. Acad. Sc.* **255**, p. 174-176. — 1963. Ultrastructure et rôle des cellules à urates du tissu adipeux de *Calotermes flavicollis* Fabr. *C. R. Acad. Sc.*, **256**, p. 2229-2231.
- GLASER (R. W.), 1927. — Evidence in support of the olfactory function of the antennæ of Insects. *Psyche, Camb. Mass.*, **34**, p. 209-215.
- GOUREAU (C. C.), 1857. — Note sur l'organe de l'odorat chez les Insectes. *Ann. Soc. ent. Fr.*, 3^e sér., **5**, p. 16-17.
- GRABER (V.). — Organs of smell in Insects. *Nature, Lond.*, **32**, p. 609. — 1887. Neue Versuche über die Funktion der Insektenfühler. *Biol. Zbl.*, **7**, p. 13-19.
- GRASSÉ (P. P.), 1939. — Comportement et particularités physiologiques des soldats de Termites. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **64**, p. 251-262. — 1949. Ordre des Isoptères ou Termites. *Traité de Zool., Anat. Systém. Biol.* Masson et C^{ie}, édité, Paris, vol. IX, p. 408-544. — 1951. Biocénotique et phénomène social. *Ann. Biol.*, **27**, p. 153-160.

- 1952 a. La régulation sociale chez les Isoptères et les Hyménoptères. *Struct. et Physiol. des Soc. Anim. Colloque intern. C. N. R. S.*, **34**, p. 323-337. — 1952 b. Le polymorphisme des Termites et la détermination des castes. *Trans. IX^e Int. Congr. Entom.*, vol. 1, p. 51-62. — 1958. L'effet de groupe sur l'animal et sur l'homme. *J. Psychol. norm. et pathol.*, **2**, p. 129-150.
- GRASSÉ (P. P.) et NOIROT (CH.), 1945. — La transmission des Flagellés symbiotiques et les aliments des Termites. *Bull. biol. Fr. Belg.*, **79**, p. 273-292. — 1946 a. La production des sexués néoténiques chez les Termites à cou jaune (*Calotermes flavicollis* F.) : inhibition germinale et inhibition somatique. *C. R. Acad. Sc.*, **223**, p. 869-871. — 1946 b. Le polymorphisme social du Termite à cou jaune (*Calotermes flavicollis* F.). La production des soldats. *C. R. Acad. Sc.*, **223**, p. 929-931. — 1947. Le polymorphisme social du Termite à cou jaune (*Calotermes flavicollis* F.). Les faux ouvriers ou pseudergates et les mues régressives. *C. R. Acad. Sc.*, **224**, p. 219-221. — 1949. Sur le nid et la biologie du *Sphaerotermites sphaerotherax* Sjösted, Termite constructeur de meules sans champignons. *Ann. Sc. Nat. Zool.* (II), **10**, p. 149-166. — 1951. La sociotomie : migration et fragmentation de la termitière chez les *Anoplotermes* et les *Trinervitermes*. *Behaviour*, **3**, p. 146-166. — 1958. La société de *Calotermes flavicollis* (insecte Isoptère), de sa fondation au premier essaimage. *C. R. Acad. Sc.*, **246**, p. 1789-1795.
- GRASSÉ (P. P.), NOIROT (CH.), CLÉMENT (G.) et BUCHLI (H.), 1950. — Sur la signification de la caste des ouvriers chez les Termites. *C. R. Acad. Sc.*, **230**, p. 892-895.
- GRASSI (B.) et SANDIAS (A.), 1893. — Costituzione e sviluppo della Società dei Termitidi. *Atti Acad. gioenia Sc. nat. Catania*, 6 et 7.
- GUILLLOT (M.) et BABIN (R.), 1949. — *C. R. Acad. Sc. Paris*, **229**, p. 1363.
- HAINER (R. M.), EMSLIE (A. G.) et JACOBSON (A.), 1954. — An information theory of olfaction. *Ann. N. Y. Acad. Sc.*, **58**, p. 158-174.
- HARTWELL (R. A.), 1924. — A study of the olfactory sense of Termites. *Ann. ent. Soc. Amer.*, **17**, p. 131-160.
- HENNING (H.), 1916 a. — *Der Geruch*. Leipzig, Barth, p. 318-351. — 1916 b. Künstliche Geruchsfahrte und Reaktions-structur der Ameise. *Z. Psychol. Physiol. Sinnesorg.*, Abt. 1, **74**, p. 161-202.
- HILTON (W. A.), 1943. — Sense organ XII olfactory receptors. *J. Ent. Zool.*, **35**, p. 39-48.
- HOCKING (B.), 1960. — Smell in Insects : A bibliography with abstracts (to december 1958). *Def. Res. Board*, EP Techn. Rep. n° 8, Ottawa.
- HODGSON (E. S.), 1956. — Problems in invertebrate chemoreception. *Quat. Rev. Biol. U. S. A.*, **30**, 4, p. 331-347.
- HUGHES (J. C.), 1957 a. — Olfactory stimulation of *Glossina palpalis* (R. D.) by combustion products from petrol engines. *Bull. ent. Res.*, **48**, p. 581-583. — 1957 b. Olfactory stimulation of Tsetse flies and blowflies. *Bull. ent. Res.*, **48**, p. 561-579.
- JÉROME (E. A.), 1942. — Olfaction thresholds measured in terms of stimulus pressure and volume. *Arch. Psychol. N. Y.*, **39**, n° 274.
- JUCCI (C.), 1924. — Su la differenziazione de le caste ne la società dei Termitidi. I : Neotenici. *Mem. R. Acc. Naz. Lincei* (5), **14**, p. 269-500.
- KALMUS (H.) et RIBBANDS (C. R.), 1952. — The origin of the odours by which honeybees distinguish their companions. *Proc. of Roy. Soc. B.*, **140**, p. 50.
- KALSHOWEN (L. G. E.), 1952. — Observation on the attractiveness of certain materials for Termites. *Entom. Berichten*, **14**, p. 188-190.
- KEENE (E. A.) et LIGHT (S. F.), 1944. — Results of feeding ether extracts of male supplementary reproductive to groups of nymphal Termites. *Univ. Calif. Publ. Zool.*, **49**, p. 283-290.
- KELLER (L. R.), 1961. — Untersuchungen über den Geruchssinn der Spinnenart *Cupiennius salei* Keyserling. *Z. vergleich. Physiol. Dtsch.*, **44**, n° 6, p. 576-612.
- KELLOGG (F. E.) et al., 1962. — The olfactory guidance of flying insects. *Canad. Entomologist*, **94**, n° 5, p. 486-493; n° 8, p. 884-888.

- KIECHLE (H.), 1961. — Die soziale Regulation der Wassersammel-tätigkeit im Bienenstaat und deren physiologische Grundlage. *Z. vergleich. Physiol. Dtsch.*, **45**, n° 2, p. 154-192.
- LAUFFER (P. G. I.), 1959 a. — Olfaction and cholinesterase (*Perfum. essent. Oil Rec.*, G. B. 50, n° 10, p. 835-842. — 1959 b. Olfaction and cholinesterase. *Amer. Perfumer*, **74**, n° 2, p. 36-44.
- LEBRUN (D.), 1961. — Evolution de l'appareil génital dans les diverses castes de *Calotermes flavicollis*. *Bull. Soc. Zool.*, **86**, n° 2-3, p. 235-242.
- LEDoux (A.), 1945. — Etude expérimentale du grégairisme et de l'interattraction sociale chez les Blattides. *Ann. Sc. Nat. Zool.*, 11^e sér., p. 75-104.
- LE MAGNEN (J.), 1942. — Etude d'une méthode d'analyse qualitative de l'olfaction. *Année Psychol.*, **43-44**, p. 249-264. — 1953. L'olfaction, le fonctionnement olfactif et son intervention dans les régulations psycho-physiologiques. *J. Physiol.*, **45**, p. 285-326.
- LEVIN (M. D.), 1961. — Interaction among foraging honey bees from different apiaries in the same field. *Ins. Soc. Fr.*, **8**, n° 3, p. 195-201.
- LIGHT (S. F.), HARTMAN (O.) et EMERSON (O. H.), 1937. — The efficacy of extract from the bodies of functioning supplementary reproductives of termites in inhibiting or retarding neotenic sexual development in isolated nymphs. *Anat. Record*, p. 122.
- LUCRÈCE (C. T.), 95 av. J.-C. — *De Natura Rerum*.
- LÜSCHER (M.), 1951. — Ueber die Determination der Ersatz geschlechtsstiere bei der Termite *Kalotermes flav.* *Fab. Rev. Suisse Zool.*, **58**, n° 13, p. 404-408. — 1952 a. New evidence for an ectohormonal control of caste determination in termites. *Trans. IX^e Int. Congr. Entom.*, p. 289-294. — 1952 b. Untersuchungen über das individuelle Wachstum bei der Termite *Kalotermes flavicollis* Fabr. *Biol. Zentralbl.*, **71**, p. 529-543. — 1952 c. Die Production und Elimination von Ersatzgeschlechtstieren bei der Termite *Kalotermes flavicollis* Fabr. *Zeitschr. vergl. Physiol.*, **34**, p. 123-141. — 1956. Hemm ende und fordernde Faktoren bei der Entstehung der Ersatzgeschlechtsstiere bei der Termite *Kalotermes flavicollis* Fabr. *Rev. Suisse Zool.*, **63**, 13, p. 261-267. 1961 : Communication au Congrès de Pavie.
- LUTHER (W.), 1930. — Versuche über die Chemorezeption der Brachyren. *Z. Vergl. Physiol.*, **12**, p. 177-205.
- MC INDoo (N. E.), 1914. — The olfactory sense of Insects. *Smithson. misc. coll.*, **63**, 9, p. 1-63.
- MARSHALL (J.), 1935. — Location of olfactory receptors in Insects. A review of experimental evidence. *Trans. ent. Soc. Lond.*, **83**, p. 49-72.
- MÉNÉGAUX (A.), 1906. — Une observation sur le sens olfactif à distance chez les fourmis. *Bull. Inst. gen. Psychol.*, **6**, p. 302-305.
- MILES (W. R.) et BECK (L. H.), 1947. — Infra-red absorption in field studies of olfaction in bees. *Science*, **106**, p. 512. — 1949. Infra-red absorption in field studies of olfaction in honeybees. *Proc. nat. Acad. Sc.*, **35**, p. 292-310.
- MILLER (E. M.), 1942. — The problem of castes and caste differentiation in *Pro-rhinotermes simplex* Hagen. *Bull. Univ. Miami*, **15**, p. 1-27.
- MINNICH (D. E.), 1923. — Olfactory sense of the Cabbage butterfly *Pieris rapæ* Linn. *Anat. Rec.*, **24**, p. 393.
- MOCQUERYS (E.) et MOCQUERYS (G.), 1857. — Note sur l'organe de l'odorat chez les Insectes. *Ann. Soc. ent. Fr.*, 3^e sér., **5**, p. 16. — 1915. Olfactory structures in Insects. *Nature, Lond.*, **95**, p. 399.
- MONCRIEFF (R. W.), 1946. — *The chemical senses*. Wiley, N. Y., 424 p. — 1961. Industrial odors. I. The olfactory stimulus. *Industr. Water Wastes, U. S. A.*, **6**, n° 4, p. 107-110.
- NOIROT (CH.), 1952. — Le polymorphisme social chez les Termites et son déterminisme. *Struct. et Physiol. des Soc. Anim.*, Colloque intern. C. N. R. S., **34**, p. 103-116. — 1954. Le polymorphisme des Termites supérieurs. *Ann. Biol.*, **30**, n° 11-12, p. 461-474. — 1955. Recherches sur le polymorphisme des Termites supérieurs (Termitidæ). *Ann. Sc. Nat. Zool.*, **17**, p. 399-595.

- OGLE (W.), 1870. — Observations on smell. *M. Chir. Tr.*, **53**, p. 263.
- PAIN (J.), 1961. — Sur la phéromone des reines d'Abeilles et ses effets physiologiques. *Ann. Abeilles Fr.*, **4**, n° 2, p. 73-158.
- PASCHAL (G.), 1950. — *Odors and the sense of smell*. A bibliographie. Airkem N. Y., 342 p.
- PERCIVAL (M.), 1961. — The flower and the bee. *Advance. of Sci. G. B.*, **18**, n° 72, p. 148-152.
- PERRIS (E.), 1850. — Mémoire sur le siège de l'odorat dans les Articulés. *Ann. Sc. Nat.*, 3^e sér., **14**, p. 159-178.
- PIERON (H.), 1906. — Le rôle de l'olfaction dans la reconnaissance des Fourmis. *C. R. Acad. Sc.*, **143**, p. 845-848.
- PORTIER (P.), 1952. — *C. R. Acad.*, **234**, p. 379-380.
- POSPISIL (J.), 1958. — Některé problémy cichu u saprofilních much. *Cas. ceskosl. Spol. entomol.*, **55**, n° 4, p. 316-334.
- RAMSAY (W.), 1882. — On smell. *Nature, Lond.*, **26**, p. 187.
- RÉAUMUR (R. A. F. DE), 1734. — *Mémoires pour servir à l'histoire des Insectes*. Impr. Roy. Paris, 654 p., p. 223-224.
- RENNES (P.), 1940. — Une méthode nouvelle d'olfactométrie. *Année Psych.*, **41-42**, p. 243-247.
- RIBBANDS (C. R.), 1955. — The scent perception of the honeybee. *Proc. Roy. Soc.*, **143**, p. 367-379.
- RICHARD (G.), 1950. — Le phototropisme des Termites en rapport avec l'anatomie sensorielle. *Ann. Sc. Nat. Zool.*, **12**, p. 486-605.
- ROBERTS (E. W.), 1915. — The olfactory sense in Insects. *Trans. Amer. micr. Soc.*, **34**, p. 284-290.
- ROEDER (K. D. Ed.), 1953. — *Insect Physiology*. J. Wiley, N. Y., 1100 p.
- SCHANZ (M.), 1953. — Der Geruchssinn des Kartoffelkäfers (*Leptinotarsa decemlineata* Say). *Z. vergl. Physiol.*, **35**, p. 353-379.
- SCHILDKNECHT (H.) et WEIS (K. H.), 1961. — Die chemische Natur des Wehrsekretes von *Pseudophonus pubescens* und *Ps. griseus*. *Z. Naturforsch. B. Dtsch.*, **16**, n° 6, p. 361-363.
- SCHILDKNECHT (H.), HOLOUBEK (K.) et WOLKENSTORFER (M.), 1962. — Ueber einen Inhaltsstoff der Pygidialblasen vom Gelbrandkäfer. *Z. Naturforsch. B. Dtsch.*, **17**, n° 2, p. 81-83.
- SERRES (M. DE), 1811. — De l'odorat et des organes qui paraissent en être le siège chez les Orthoptères. *Ann. Mus. Hist. Nat.*, **17**, p. 426-441.
- SKRAMLIK (E. V.), 1926. — *Handbuch der Physiologie der Niederen Sinne*. Band I : Die Physiologie des Geruchs und Geschmackssinnes. Leipzig, Thieme, p. 281-305.
- 1936. Eine Vorrichtung zur Prüfung der Leistungen des Geruchssinnes. *Münch. med. Wschr.*, **38**, p. 1564.
- SMEER (E. H.), 1953. — The detection of odours and water vapour by grasshoppers (Orthoptera Acrididae) and some new evidence concerning the sense organs wich may be involved. *J. exp. Zool.*, **130**, p. 301-318.
- SUDD (J. H.), 1960. — The foraging method of Pharaoh's ant, *Monomorium pharaonis* (L.). *Anim. Behav. G. B.*, **8**, n° 1-2, p. 67-75.
- SULZER (J. H.), 1761. — *Die Kennzeichen der Insekten nach Anleitung des Ritters*. Gessner, Zürich.
- URVOY (J.), 1963. — Etude anatomo-fonctionnelle de la patte et de l'antenne de la Blatte *Blattella craniifer* Burmeister. *Ann. Sc. Nat. Zool.*, 12^e série, **5**, p. 287-414.
- VECCHI (M. A.), 1960. — La glandola odoripara dell' *Apis mellifera* L. *Boll. lat. Entomol. Bologna*, **24**, p. 53-66.
- VERRON (H.), 1957. — Interattraction olfactive chez *Calotermes flavicollis*. I. Pouvoir attractif des larves à l'égard des différentes castes. *Ins. Soc.*, **4**, n° 1, p. 25-28.
- 1958. II. Pouvoir attractif des nymphes à l'égard des différentes castes. *Ins. Soc.*, **5**, n° 3, p. 309-314. — 1960. La perception des odeurs chez *Calotermes flavicollis*. *C. R. Acad.*, **250**, p. 2931-2932.

- VERRON (H.) et BARBIER (M.), 1962. — L'hexène-3 ol-1, substance attractive des Termites : *Calotermes flavicollis* Fab. et *Microcerotermes edentatus*. *C. R. Acad. Sc.*, **254**, p. 4089-4091.
- WENZEL (B. M.), 1948. — Techniques in olfactometry. Critical review of last 100 years. *Psychol. Bull.* **45**, p. 231-246. — 1954. The chemical senses. *Ann. Rev. Psychol.*, **5**, p. 111-126.
- WHEELER (W. M.), 1925. — *Les sociétés d'Insectes, leur origine, leur évolution*. Paris, Doin, édit., 468 p.
- WILSON (E. O.), 1962. — Chemical communication among workers of the fire ant *Solenopsis saevissima* (Fr. Smith). *Anim. Behav. G. B.*, **10**, n° 1-2, p. 134-164.
- WILSON (E. O.), DURLACH (N. I.) et ROTH (L. M.). — Chemical releasers of necrophoric behavior in ants.
- WILSON (E. O.) et PAVAN (M.), 1959. — Glandular sources and specificity of some chemical releasers of social behavior in dolichoderine ants. *Psyche, U. S. A.*, **66**, n° 4, p. 70-76.
- WOERDEMAN (H.), 1934. — L'influence de la température d'un gaz odorant sur la sensation olfactive. *Arch. néerl. Physiol.*, **19**, p. 88-93.
- WOODROW (H.) et KARPMAN (B.), 1917. — A new olfactometric technique and some results. *J. exp. Psychol.*, **2**, p. 431-447.
- WRIGHT (R. H.) et RAYNER (H. B.). — The olfactory guidance of flying insects. II Mosquito repulsion. *Canad. entomol.*, **92**, n° 11, p. 812-817.
- ZWAARDEMAKER (H.), 1925. — *L'odorat*. Paris, Doin, édit., 305 p.
-

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté :

**LES STRUCTURES SYMBOLIQUES
CHEZ L'ANIMAL**

VU ET APPROUVÉ :

Paris, le 2 juin 1963.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

MARC ZAMANSKY.

VU ET PERMIS D'IMPRIMER :

Le Recteur de l'Académie de Paris,

JEAN ROCHE.

Soulisse et Cassegrain, Imp., Niort. Dépôt légal : 1^{er} trim. 1964. N° d'ordre : 594.
Masson et C^{ie}, Edit., Paris. Dépôt légal : 1^{er} trim. 1964. N° d'ordre : 4114.

(Printed in France.)